

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

1



ИНДЕКС
РУС LAT

СОДЕРЖАНИЕ

ТАБЛИЦЫ

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

1



ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

В ШЕСТИ ТОМАХ

Главный редактор
член-корреспондент АН СССР,
профессор Ал. А. ФЕДОРОВ

1
ВВЕДЕНИЕ
БАКТЕРИИ И
АКТИНОМИЦЕТЫ

2
ГРИБЫ

3
ВОДОРОСЛИ
ЛИШАЙНИКИ

4
МХИ
ПЛАУНЫ
ХВОЩИ
ПАПОРОТНИКИ
ГОЛОСЕМЕННЫЕ
РАСТЕНИЯ

5
ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ I

6
ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ II

Ж $\frac{60501-694}{103(03)-74}$ Подп. изд.

ТОМ ПЕРВЫЙ

ВВЕДЕНИЕ БАКТЕРИИ И АКТИНОМИЦЕТЫ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ
члена-корреспондента АН СССР,
профессора Н. А. КРАСИЛЬНИКОВА
профессора А. А. УРАНОВА

МОСКВА • «ПРОСВЕЩЕНИЕ» • 1974

АВТОРЫ НАСТОЯЩЕГО ТОМА:

Академик АН СССР А. Л. ТАХТАДЖЯН

Академик ВАСХНИЛ И. М. ЖУКОВСКИЙ

Члены-корреспонденты АН СССР Н. А. КРАСИЛЬНИКОВ, Ал. А. ФЕДОРОВ

Доктора биологических наук

Э. Г. АФРИКЯН, Е. Н. КОНДРАТЬЕВА, Л. Г. ЛОГИНОВА, Я. И. РАУТЕНШТЕЙН, Т. А. РАБОТНОВ, Т. И. СЕРЕБРЯКОВА, В. К. ШИЛЬНИКОВА, А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ

Кандидаты биологических наук

И. В. АСЕЕВА, Н. И. АРРОНЕТ, Т. Г. ДОБРОВОЛЬСКАЯ, В. И. ДУДА, И. Г. КОЛЕСНИКОВА, Т. В. КОРОНЕЛЛИ, В. Д. КУЗНЕЦОВ, И. В. КУЗНЕЦОВА, А. Г. КУЧАЕВА, Н. Н. ЛЯЛИКОВА, Р. О. МИРЗАБЕКЯН, Д. И. НИКИТИН, Ю. П. ПЕТРОВ, И. Н. ПОЗМОГОВА, А. А. УРАНОВ.

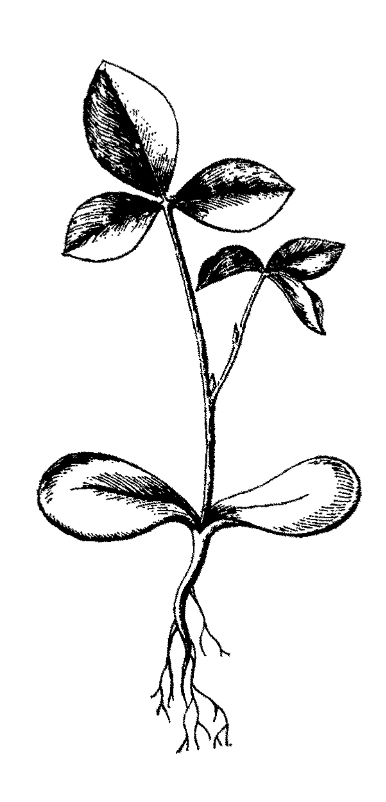
Титульное редактирование провели:

«Введение» — А. А. УРАНОВ
«Бактерии и актиномицеты» — Н. А. КРАСИЛЬНИКОВ и В. И. ДУДА

В томе использованы фотографии:

М. А. Алексеева, Н. И. Арронета, В. Н. Вехова, Ю. В. Гилева, В. И. Дуды, М. Ф. Даниловой, Ю. К. Дундина, И. И. Константинова, Ю. А. Коробко, Ю. Б. Королева, Н. А. Красильникова, В. Д. Кузнецова, Е. Д. Макарьевой, Е. А. Мирославова, Д. И. Никитина, В. Н. Павлова, Ж. В. Соловьевой, В. Р. Филина.

ВВЕДЕНИЕ



ЧТО ТАКОЕ РАСТЕНИЕ

Общая площадь планеты Земля составляет 510 млн. *км*². На долю суши приходится 149 млн. *км*², Мировой океан занимает 361 млн. *км*². И суша и океан заселены растениями и животными. Разнообразие и тех и других очень велико. Ныне установлено около 500 000 видов растений и более 1 000 000 животных.

Среди растений различают разные по окраске и строению водоросли, грибы, слизевики, семенные растения, в том числе голосеменные и цветковые. В подавляющем своем большинстве растения — автотрофные организмы, в основном фототрофные. Но грибы и слизевики гетеротрофны, чужеядны, т е. не сами (как автотрофные растения) строят необходимое для поддержания жизни органическое вещество, а черпают его из окружающей среды. В этом отношении с ними сходны бактерии, тоже относимые обычно к миру растений и в подавляющем большинстве тоже гетеротрофные.

При большом видовом разнообразии трудно найти признаки, общие для всех растений, и притом такие, которые не встречались хотя бы у некоторых животных. Одноклеточные водоросли и некоторые примитивные грибы, сохранившие очень низкий уровень организации, который был свойствен еще, вероятно, древнейшим их предкам, иногда очень сходны с простейшими животными. У ряда растений сходство с животными обнаруживается в строении и поведении специальных клеток размножения и так далее.

Но, отвлекаясь от этих частностей, можно все-таки указать немногие, свойственные подавляющему большинству растительных организмов общие свойства. Среди них прежде всего надо указать специфическое строение клетки — наличие в составе клетки растений твердой, не пропускающей твердых частиц, клеточной оболочки. Эта деталь строения свойственна и клетке гриба, и бактериальной клетке, и клеткам водорослей, и клеткам высших зеленых растений. Клеточная оболочка настолько вошла в программу развития клетки современного высшего растения, что при искусственном удалении целлюлозной оболочки с помощью фермента через несколько часов начинается образование новой клеточной стенки. Подобное явление наблюдается и в тех случаях, когда живое содержимое клетки вследствие нарушения целостности оболочки вытекает наружу — голый протопласт через некоторое время также покрывается оболочкой (водоросль вошерия). Приобретенная еще на очень ранних ступенях исторического развития организмов, оболочка закрепилась, вероятно, как защитное образование, но это сыграло решающую роль в питании клеток. Клетки, покрытые твердой оболочкой, могут воспринимать из окружающей среды необходимое для жизни только в растворенном состоянии.

Приобретение твердой оболочки наложило отпечаток на всю дальнейшую эволюцию растений — питание их стало зависимо от размера поверхности соприкосновения тела растения с окружающей его средой. Вследствие этого строение большинства растений характеризуется более сложным, чем у животных, внешним расчленением. В процессе роста объем тела увеличивается, как известно, пропорционально третьей степени линейного увеличения размера; поверхность — только квадрату этой величины. Поэтому при сохранении геометрического подобия растущего тела величина наружной по-

верхности, приходящейся на единицу объема, должна уменьшаться, что не может не отразиться на эффективности обмена в сторону ее уменьшения. Это и привело, по всей вероятности, во-первых, к необходимости нарушения в процессе эволюции геометрического подобия за счет расчленения и усложнения наружного контура растения и, во-вторых, к тенденции незавершаемости роста тела растения.

Восприятие питания «всасыванием» было, вероятно, причиной и еще одного свойства растений — их малой подвижности.

Правда, даже некоторые высокоорганизованные растения могут менять свое место в пространстве. Так, корневищные растения, нарастая под землей, со временем развивают надземные побеги и отходящие от них придаточные корни все в новых и новых точках, в то время как первичный побег, возникший некогда иэ семени, отмирает. Благодаря этому такие растения продолжают свое существование не на том месте, где начиналась их жизнь. Но, во-первых, эти «ростовые» движения несравнимы по скорости и эффекту с теми, которые доступны животным, а во-вторых, они наблюдаются далеко не у всех растений. Есть ограниченные движения и у других растений. Лианы, обвивающие опоры или цепляющиеся за них, иногда перекидывают свои кроны с одного места на другое. Стебель в процессе роста производит так называемые нутационные движения. Листья многих растений иэ-за неравномерного роста черешков ставят листовые пластинки в наиболее благоприятные условия освещения. Нередки растения, закрывающие цветки на ночь, в то время как у других они закрываются на день. Листочки сложных листьев многих бобовых ежедневно с большой правильностью изменяют свое положение относительно горизонта. Тем не менее не будет ошибкой сказать, что растения в противоположность животным, как правило, «неподвижны». Некоторые долговечные (многие древесные) растения не покидают своего места сотни и даже тысячи лет (секвойи). Это свойство большинства растений — сохранять за собой одно и то же место — относительно общее и, вероятно, тесно связано со способом восприятия питания, а тем самым — с наличием клеточной оболочки.

Дело в том, что, за исключением немногих экологических специализированных групп (галофиты), наземные растения получают минеральное питание из растворов малой концентрации. Извлекаемые из них растениями вещества обычно восполняются в субстрате за счет выветривания и темпами, достаточными, чтобы обеспечить непрерывность питания в данном месте. Кроме того, нарастание и ветвление корней приводят к тому, что их специализированные всасывающие части, оснащенные муфточками корневых волосков, проникают все в новые и новые точки корнедоступного объема субстрата. Быстрая перемена места, сопряженная с тратой энергии, не повысила бы обеспеченности наземного растения ни питательными материалами, ни водой. Что же касается водных растений, то они, окруженные водой, тем более не нуждаются в активном движении — движение и перемешивание воды (ветер, неравномерность нагрева и обусловленная этим конвекция) обеспечивают водные растения всем необходимым. Относительную неподвижность растений, вероятно, можно считать главной причиной особого способа их расселения. Животные обычно расселяются во взрослом, во всяком случае активном, состоянии. В противоположность этому для подавляющей массы растений характерно расселение зачатками.

Зачатки расселения (их называют еще диаспорами) у растений разнообразны. Это могут быть специализированные одиночные клетки, вырабатываемые растением и пассивно или активно отделяющиеся от него,— споры; у других ту же роль выполняют семена — сложно устроенные многоклеточные тела, содержащие в себе зародыш, т. е. маленькое, готовое к росту, но еще не растущее растеньице. У многих растений диаспорами служат специализированные части их вегетативного тела, известные в ряде форм (выводковые почки, метаморфизированные побеги и пр.). В целом разнообразие диаспор очень велико.

Зачатки расселения, в первую очередь споры и семена, во время расселения обычно находятся в состоянии покоя. В это время у них не обнаруживают ни роста, ни других видимых проявлений жизни. Они продолжают оставаться в таком инактивированном (неактивном) состоянии, пока посторонняя растению сила не поставит их в условия, благоприятные для дальнейшего развития. Тогда начинается формирование новой особи растения.

Представляют ли растения филогенетически единую группу — вопрос, по крайней мере, дискуссионный.

В главе «Растения в системе организмов» излагаются аргументы в пользу противоположного воззрения, согласно которому то, что обычно называют растениями, представляет три самостоятельные группы того же ранга, что и группа животных: дробянки (бактерии и синезеленые), грибы, растения (фотосинтезирующие).

С этой точки зрения «растения» в обычном понимании надо рассматривать как объединение организмов, обладающих сходными приспособлениями к питанию, т. е. как группу не филогенетическую, а экологическую.

Растительный покров простирается на огромных площадях континентов земного шара



Рис. 1. Участок тропического леса.



Рис. 2. Монстера.

и акватории Мирового океана. Даже в Антарктиде на свободных от льда местах растут (правда, немногие) мхи и лишайники.

Жизнь на Земле в целом обеспечивается воздействием Солнца и атмосферы на зеленый растительный покров суши и океана.

Солнечный свет, распространяясь со скоростью 300 000 *км/сек*, достигает Земли за 8 *мин*. Бо́льшая часть светового потока, достигшего границы атмосферы, отражается, поглощается и рассеивается ею, и в итоге поверхность суши и морей получает меньше $^1/_2$ (около 48%) энергии, поступающей в атмосферу.

Зеленый экран суши и океанов: лиственные леса тропических и умеренных широт, хвойные леса, луга, степи, полупустыни, пресноводный и морской планктон и бентос Мирового океана, необозримые пространства культурных полевых и садовых насаждений — представляет собой гигантский поглотительный объем для света и реактор фотосинтеза. В дождевых тропических лесах, образованных деревьями разной высоты, кроны их почти полностью смыкаются, а остающиеся небольшие промежутки часто заполнены верхушками богато олиственных лиан; свет почти не проникает под полог леса, и внутри его царят тень и полумрак (рис. 1). Но все же небольшое количество света поступает в виде бликов за счет лучей, многократно отраженных от блестящей поверхности листьев. Да и сомкнутость крон, конечно, не абсолютна — небольшие промежутки между листьями остаются. У некоторых растений дождевого тропического леса листовые пластинки вырезные, например у Monstera deliciosa (неправильно называемой филодендроном); в них образуются как бы окошки, пропускающие солнечный свет (рис. 2).

Высокая степень сомкнутости крон бывает не только в дождевых тропических лесах, но и в горных лесах тропической и субтропической зон, в некоторых вариантах влажного субтропического леса, иногда в таежных лесах. Удивительно не то, что образуются столь сомкнутые насаждения,— в этом проявляется стихия растительной жизни, стремящейся использовать с максимально доступной полнотой весь световой поток, поступающий на Землю. Удивительно, что и в этой глубокой тени все же живут некоторые растения, довольствуясь теми ничтожными порциями света, которые тем или иным путем могут полностью, в виде рассеянного света или бликов пробиваться сквозь зеленую толщу листвы.

Столь полное использование света, как в дождевом тропическом лесу или подобных ему формах лесной растительности, несмотря на присущую растениям способность к неограниченному росту, многократному ветвлению и неограниченному размножению, не всегда возможно. Обычно ограничивающим фактором оказывается недостаточная водообеспеченность, выражающаяся либо в малом количестве осадков, либо в сезонности их поступления. Но и в этих случаях тенденция к использованию светового потока в максимальной степени все же проявляется.

Можно указать в качестве примера хотя бы тропические ксерофильные леса и саванны. В первых обычен густой подлесок при не слишком высокой плотности крон; в саваннах деревья единичны, но зато имеется густой и разнообразный травяной, преимущественно злаковый, покров. Приспособленность растений к наибольшему использованию света можно наблюдать и в растительности умеренных широт. Не случайно, что под пологом древостоя лиственного леса часто наблюдается второй полог из крон кустарников, а под ним травяной покров, в котором иной раз выделяется особый слой совсем приземистых, точно прижатых к почве растений. Свет проходит благодаря такому строению леса как через серию фильтров, поглощающих в совокупности бо́льшую часть физиологически активной радиации (рис. 3).

Эту закономерность строения растительного покрова можно наблюдать даже в некоторых чисто травянистых сообществах.

Несмотря на обилие солнечного света и большую густоту зеленого покрова, растения используют лишь 1—2% падающей на них световой энергии. Но даже при этом в результате фотосинтеза образуются колоссальные количества органической материи.



Рис. 3. Участок саванны.

В процессе фотосинтеза при взаимодействии солнечной энергии, воды и углекислого газа образуется органическое вещество и высвобождается свободный кислород. При этом используется лишь ничтожная часть поступающей в растение воды. Неизмеримо бо́льшая доля ее входит в состав цитоплазмы и особенно клеточных вакуолей; вода содержится и в клеточных оболочках. Значительная часть воды заполняет полости сосудов и соответствующих им по функции трахеид, представляя тончайшие водные нити. Они не стабильны — это как бы мельчайшие потоки, постоянно перемещающиеся вверх по растению к листьям. В этом водном потоке перемещаются и растворенные в воде вещества; они, так же как и вода, используются по мере надобности живыми клетками растений.

Вообще содержание воды в растении, хотя и изменяется от вида к виду и в пределах одного вида в зависимости от влажности места обитания, очень велико, составляя, например, в стволах деревьев около половины сырой массы и достигая в листьях некоторых растений (салата, капусты) 90—95%; того же примерно уровня содержание воды в мякоти сочных плодов (томат, арбуз); у водорослей количество воды составляет 98% их сырой массы.

Содержащаяся в растении вода постоянно, хотя бы отчасти, обновляется благодаря, с одной стороны, испарению ее листьями (у растений, погруженных в воду, естественно, испарение отсутствует), с другой — поглощению новых порций из субстрата.

В целом же вода, находящаяся в растении, является той внутренней средой растительного организма, в которой совершаются все химические и физические процессы, в том числе и реакции фотосинтеза. Все эти явления очень сложны, и немалое значение в них принадлежит строению молекул воды и формам связи между ними.

Возвращаясь к фотосинтезу — одному из замечательнейших явлений природы, обратим внимание на то, что необходимый участник этого великого процесса — углекислый газ — содержится в окружающей растение среде в малом количестве. В составе атмосферы на его долю приходится в среднем лишь 0,0321%. Тем удивительнее способность зеленых (в широком смысле) растений (имеются в виду все растения, содержащие хлорофилл, включая и те, зеленая хлорофильная окраска которых маскируется красящими веществами иной цветности — красными, бурыми и др.) создавать огромные количества органических веществ. Достаточно указать, что зеленый покров Земли ежегодно создает сотни миллиардов ($4{,}5 \times 10^{11}$) тонн органической материи.

Проникая внутрь зеленых растений через устьица на листьях и стеблях, углекислый газ растворяется в воде растительных тканей и при воздействии солнечной энергии и хлорофилла (об этом далее) вступает в сложные реакции. Происходит одно из замечательных явлений в природе — ф о т о с и н т е з. Фотосинтез — это окислительно-восстановительный процесс. Вода разлагается (окисляется) с выделением

кислорода и отдачей водорода на восстановление углекислоты.

В атмосфере есть два источника свободного кислорода: диссоциация молекул водяного пара под воздействием коротких ультрафиолетовых лучей и фотосинтез. Первый процесс был, вероятно, единственным источником кислорода до появления на Земле хлорофиллсодержащих растений; фотосинтез, возникший с появлением зеленых растений, стал основной причиной массового накопления в атмосфере кислорода, содержание которого составляет в настоящее время около 21% (по объему) и постоянно поддерживается на этом уровне практически. Почти весь кислород современной атмосферы биогенного происхождения.

В нижних частях стратосферы под влиянием коротких ультрафиолетовых лучей (менее 2000Å) молекулы кислорода распадаются на атомы, в связи с чем становится возможным образование молекул озона (O_3). Более длинные ультрафиолетовые лучи, поглощаемые озоном, разрушают молекулы последнего. В зависимости от поглощения энергии кислородом и озоном между ними устанавливается то или иное количественное соотношение. Область максимальной концентрации озона лежит на высотах 25—30 *км*. Здесь находится как бы экран из озона, который поглощает все ультрафиолетовые лучи с длиной волны от 3000Å и менее, губительные для жизни. Но этим значение озона не ограничивается, так как он поглощает не только ультрафиолетовые, но и часть инфракрасных лучей, уменьшая этим потерю тепла Землей.

Возвращаясь к углекислому газу, напомним, что подавляющее большинство живых организмов, в том числе и растений, выделяет углекислоту в процессе дыхания. Особенно много углекислоты выделяется из почвы благодаря присутствию в ней корневых систем, почвенных водорослей, бактерий и животных. Много углекислого газа выделяется при сжигании топлива, от промышленных процессов, извержений вулканов, лесных пожаров и др.

Растения дышат и днем и ночью, но фотосинтез совершается только в дневные часы. Огромна фотосинтетическая деятельность водорослей, как микроскопических, плавающих взвешенно в толще воды океанов, морей и озер, так и прикрепленных к прибрежным местам крупных водорослей, и даже морских травянистых цветковых растений, прикрепленных ко дну корневищами.

Интенсивность света в воде быстро убывает с глубиной. В озерах на глубине 10 *м* остается примерно 1%, а в океане на глубине 100 *м* — около 10% интенсивности света, падающего на поверхность воды. Наиболее продуктивный фотосинтез происходит не в поверхностном фитопланктоне, а на некоторой глубине (около 20—25 *м*). В период полярных ночей фотосинтетическая деятельность растительного планктона почти прекращается, хотя под ледяным панцирем и при очень скудном проникновении света водоросли также жизнедеятельны.

Все организмы, способные к фотосинтезу, содержат х л о р о ф и л л (немногие бактерии, способные к фотосинтезу, имеют пигменты, отличающиеся от хлорофилла). Это зеленый пигмент, содержащийся в особых органоидах растительной клетки — х л о р о п л а с т а х. Они взвешены в цитоплазме клетки в виде мельчайших зеленых гранул и обладают способностью движения в зависимости от освещения. В зеленых листьях высших растений хлоропласты представляют собой мелкие белково-липоидные тельца. В клетке их содержится от 20 до 100. Общее количество хлоропластов во взрослом дереве достигает десятков и сотен миллиардов, но у низших одноклеточных водорослей бывает несколько или даже одна зеленая пластида. Величина зеленой пластиды у высших растений обычно 3—5 *мк.*

Зеленые пластиды чутко реагируют на освещение, и хлорофилл образуется в них только на свету. Молекулы хлорофилла поглощают свет. Энергия его преобразуется в процессе синтеза органического вещества в энергию химической связи органических (углеродистых) соединений.

Помимо хлорофилла, пластидам свойственны и другие пигменты, обладающие способностью поглощать лучистую энергию. Вообще все растения, способные к фотосинтезу, содержат, кроме хлорофилла, группу желтых пигментов — к а р о т и н о и д о в (это к а р о т и н ы, к с а н т о ф и л л ы, в том числе ф у к о к с а н т и н бурых и некоторых других водорослей).

Каротиноиды поглощают коротковолновые лучи спектра (синие, фиолетовые и ультрафиолетовые) и передают поглощенную энергию хлорофиллу. У некоторых растений (сине-зеленые и красные водоросли) имеются дополнительные пигменты иной химической природы, чем каротиноиды, но также поглощающие свет и передающие поглощенную энергию хлорофиллу. Это так называемые ф и к о б и л и н ы (синий ф и к о ц и а н и красный ф и к о э р и т р и н).

Цветковые растения не всегда зеленые, иногда листья у них бывают красные, лиловатые и т. п. Такая окраска вызвана пигментами клеточного сока — а н т о ц и а н а м и, которые маскируют зеленый цвет хлорофилла. Зеленые листья часто располагаются перпендикулярно лучам солнца или под углом к свету. Положение поверхности листьев относительно направленности светового потока в известной степени

определяет интенсивность освещения. Иногда у некоторых растений (например, у эвкалиптов) взрослые листья пассивно висят на черешках. Они перпендикулярны лучам только при восходе и закате солнца.

Существенным продуктом фотосинтеза в зеленом листе являются фосфорные эфиры сахаров (гексозо-фосфаты), которые, освобождая фосфорную кислоту, могут конденсироваться в дисахарид — сахарозу или в полисахарид — крахмал. В некоторых случаях гексозо-фосфаты дефосфорилируются, образуя свободные моносахариды — чаще всего глюкозу и фруктозу. Только первые фазы фотосинтеза световые, остальные не требуют света и являются темновыми реакциями. Первичные продукты фотосинтеза вовлекаются во внутриклеточные химические процессы и служат исходным материалом для построения других, часто очень сложных органических соединений. Результатом фотосинтеза является также образование нуклеиновых кислот, белков и других сложных веществ.

Такова в самом простом изложении схема фотосинтеза. Но наряду с синтезом органических веществ из неорганических элементов в биосфере совершается распад значительной части органических комплексов до исходных неорганических. Этот распад происходит через дыхание, а после гибели зеленых растений и животных — разложение осуществляется благодаря деятельности гетеротрофных растений (бактерий и грибов), населяющих почвы и водные бассейны, обитающих также на трупах животных и т. п.

Процесс разложения органического вещества сложен и имеет многостепенный характер. Но он всегда имеет, по крайней мере в основном, биологическую природу. Продукты разрушения, возникающие под воздействием одних организмов, «подхватываются» другими, а образуемые ими вещества служат объектом биологической переработки третьих, и так далее. Интересно, что закономерная последовательность участия разных организмов в процессе разрушения органической массы обнаруживается даже в том случае, когда разрушители принадлежат к одной группе организмов: такие явления установлены, например, относительно грибов, разрушающих опад в лесах.

Разложение органического вещества в конечном счете приводит к одному и тому же итогу. Углерод в составе углекислого газа поступает в окружающую среду. При разложении образуется также вода. Таким образом, оба исходных для фотосинтеза вещества вновь возвращаются в окружающую среду. В сложных органических соединениях, создаваемых растениями в процессе их жизнедеятельности, равно как и в веществах животного происхождения, содержатся в том или ином количестве минеральные элементы. Усваиваемые растениями из почвы, эти элементы возвращаются в почву и становятся вновь доступными для использования новыми поколениями растений. Следовательно, почти все вещества, вовлекаемые растениями в жизненные процессы, совершают циклическое движение. Это — биологический круговорот веществ. Очень важно осознать, что запасы минеральных веществ в почве не бесконечны. Поэтому без разложения органического вещества и возвращения в землю элементов минерального питания с течением веков и тысячелетий корнедоступная часть толщи земной коры должна бы стать совершенно бесплодной. Биологический круговорот веществ, обусловленный совокупной деятельностью автотрофных и гетеротрофных организмов, является, как следует из сказанного, необходимым условием постоянства жизни, непрерывности ее существования на нашей планете.

В биологическом круговороте веществ особое место принадлежит азоту. Этот элемент входит в белки, т. е. в материальный субстрат жизни, и поэтому совершенно необходим для всех живых существ. При разложении органических веществ азот уходит в атмосферу либо в виде газообразных соединений, либо в свободном состоянии. Возвращение азота в почву, откуда его черпают растения, осуществляется сложным путем, в результате процесса, в котором участвуют специальные бактерии и некоторые другие организмы, связывающие газообразный азот атмосферы в соединения, доступные для потребления растениями. (Подробнее об этом см. на странице 361 этого тома.)

Надо заметить, что при некоторых условиях процессы разложения органического вещества замедляются, вследствие чего образуются скопления полуразложившихся растительных остатков. Такое происхождение имеют торф, бурый и каменный угли. В этом случае нередко сохранность некогда живших растений бывает достаточной, чтобы составить представление о внешнем облике, а нередко и их внутреннем строении. Залежи торфа и углей представляют исключительный экономический интерес. Эти органогенные породы составляют предмет энергичных поисков, а разведанные их запасы — объекты интенсивной эксплуатации. По мнению ряда ученых, нефть также имеет органогенное происхождение.

Поскольку бесхлорофильные растения способны довести мертвую растительную массу до полного разложения, постольку весь растительный мир в целом, т. е. в совокупности его автотрофных и гетеротрофных компонентов, можно рассматривать как принципиально автономную природную систему, внутренне про-

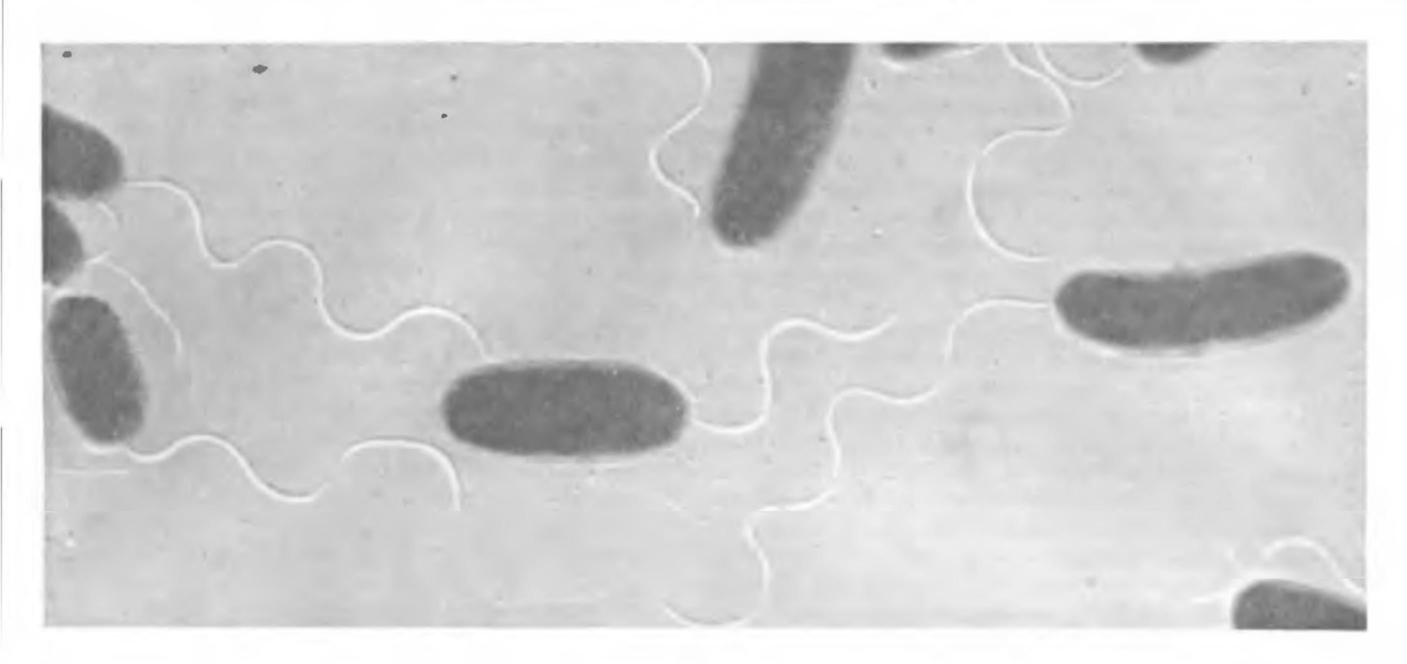


Рис. 4. Представители прокариотов — палочковидные бактерии.

тиворечивую (созидающие органическое вещество и разрушающие его растения), саму себя поддерживающую, т. е. с биогеохимической точки зрения единую.

Развивавшийся в процессе эволюции мир животных, существующий исключительно на гетеротрофной основе, включился в использование как непосредственных продуктов фотосинтеза, так и более сложных органических веществ, создаваемых растениями. Один из результатов этого — удлинение времени существования органических продуктов и увеличение их разнообразия, так как животные не только потребляют, но и преобразуют поглощаемую ими органическую пищу в более сложные вещества.

Важность этого определяется прежде всего тем, что некогда «уловленная» зеленым растением солнечная энергия, заключенная в потенциальной форме в органическом веществе, осуществляет большую работу, выполняемую организмами. Она тем продуктивнее, чем длительнее цикл превращений, испытываемый органическим веществом, созданным зелеными растениями.

Характеристика растений в целом, нарисованная выше, по необходимости схематична. Существующие ныне и ранее жившие на Земле растения очень разнообразны, и более конкретные представления о мире растений можно получить, рассматривая их по группам, объединяющим растения, более сходные между собой, чем с теми, которые относят к другим группам того же ранга. Всякую классификационную группу называют **таксоном**. Наиболее крупные из них именуются **отделами** (или **типами**). Каждый отдел обычно представляет разнообразное по составу объединение растений разного ранга. В него входят **классы**, подразделяемые далее на **порядки**, в числе последних различают **семейства**, которые далее делят на **роды**. Род включает большее или меньшее количество **видов**. Вид — основная единица классификации растений, хотя в ряде случаев и она подразделяется на таксоны еще более низкого ранга.

В современной классификации каждый отдел рассматривается как категория, единая в эволюционном отношении, происшедшая от одного общего предка. Все разнообразие видов, родов и других таксонов, относимых в данный отдел,— результат длительной эволюции, осуществлявшейся как процесс приспособления к различным условиям жизни и совместному с другими растениями использованию среды.

В этом издании принято деление растительного мира на отделы, каждый из которых с должной подробностью рассматривается в этом и последующих томах «Жизни растений».

Отделы, в свою очередь, можно подразделить на две категории по организации вегетативного тела растений. У одних из них (у подавляющей части представителей) тело расчленено на лист, стебли и обычно корни. Это так называемые **высшие растения**. Они почти все автотрофны и связаны в своем существовании с вневодной (сухопутной) средой. Лишь небольшая часть их обитает в воде.

У низших растений тело не расчленено на листья, корни и стебли. По сложению тела такие растения характеризуются как слоевцовые.

Весь мир живых организмов подразделяется на две большие группы: прокариоты (доядерные) и эукариоты (ядерные).

К прокариотическим организмам относятся (см. стр. 56) бактерии и так называемые сине-зеленые водоросли. Они выделяются отсутствием в их клетках ядер, что, вероятно, свидетельствует о сохранении ими древней организации клетки.

У эукариотических организмов обязательным структурным элементом клетки является ядро. Среди эукариотов различают много отделов (см. стр. 57).

Слоевцовые эукариотические растения бывают и автотрофными, тогда их называют водорослями, и гетеротрофными; объединяющего общепринятого термина для обозначения последних нет. В эту категорию входят грибы и миксомицеты (слизевики). Нередко эту категорию гетеротрофных низших растений понимают в широком смысле, присоединяя к ним бактерии из числа прокариотических организмов. Аналогично к числу водорослей относят прокариотические цианеи, называя их сине-зелеными водорослями.

Рассмотрим кратко некоторые из названных групп.

Бактерии и актиномицеты условно могут быть отнесены к растениям, хотя, может быть, не имеют прямых родственных связей с другими растениями. Огромное большинство бактерий — гетеротрофные организмы. Лишь немногие из них хемотрофны. Они синтезируют органическое вещество за счет химической энергии, освобождающейся при окислении в их теле неорганических соединений. Значительная группа бактерий содержит пигменты (бактериохлорин или бактериопурпурин). Среди бактерий преобладают одноклеточные, но есть и нитчатые многоклеточные. Бактерии способны к очень быстрому размножению делением. Внутри клетки некоторых бактерий, особенно палочковидных, образуется спора, которая высвобождается после разрушения оболочки бактерии и, имея собственную защитную оболочку, сохраняет жизнеспособность даже в крайне неблагоприятных условиях температуры и влажности. Споры лучше переносят очень низкие температуры, нежели высокие. У бактерий существует примитивный тип полового процесса. В их клетках содержится ядерный материал (рис. 4); они способны к конъюгации.

Водоросли (табл. 1, рис. 5) — фототрофные хлорофиллсодержащие организмы. Они бывают одноклеточными, колониальными и многоклеточными. У примитивных зеленых водорослей развивается только один хлоропласт, иногда очень крупный. Но такой тип пластиды имеет относительно малую поверхность. У более высокоорганизованных водорослей хлоропласты сильно расчленены или (например, у харовых) хлоропласты мелкие, сферические, линзовидные; в каждой клетке их очень много, вследствие чего совокупность их обладает большой поверхностью световосприятия. Обитают водоросли в океанах, морях, озерах, прудах, а также в почвах, на суше и даже в атмосфере (во взвешенном состоянии).

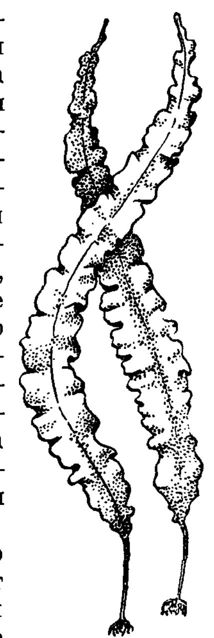


Рис. 5. Водоросль ламинария.

Под водорослями, как видно из предыдущего, объединяют несколько отделов слоевцовых автотрофных растений, обычно живущих в воде. Среди водорослей можно различать три объединения отделов, характеризуемых составом пигментов, играющих роль в поглощении световой энергии в связи с фотосинтезом.

В первой группе наряду с хлорофиллом *a* есть еще хлорофилл *b* и набор каротиноидов. Последние, однако, как правило, не изменяют своим присутствием чисто-зеленую хлорофильную окраску. Это — зеленые и еще некоторые отделы водорослей, для большинства которых характерно образование в клетках крахмала.

Во второй группе водорослей наряду с хлорофиллом *a* есть второй хлорофилл, но иной, чем у зеленых,—хлорофилл *c*. Здесь также имеются каротиноиды, в том числе специфичные, у зеленых не обнаруживаемые. Каротиноиды в пигментном комплексе водорослей этих групп участвуют в фотосинтезе, благодаря им окраска их бывает золотистой, желтой, бурой и буровато-зеленой. Крахмал у этих растений заменен другими углеводами. Сюда относятся отделы: золотистые, диатомовые, бурые водоросли (рис. 5).

Третью группу составляют водоросли, содержащие, кроме хлорофилла и каротиноидов, особые пигменты — фикобилины: синий фикоциан и красный фикоэритрин. Хлорофилл здесь один (*a*), но иногда (у некоторых красных водорослей) к нему присоединяется хлорофилл *d*. Эту группу составляют красные водоросли. По составу пигментов, кроме хлорофилла *d*, они сходны с прокариотическими цианеями.

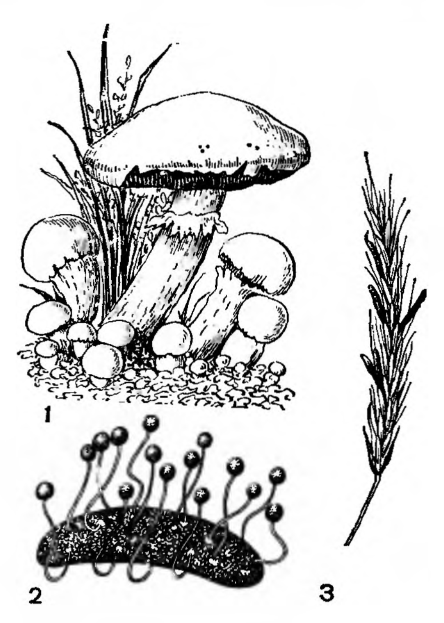


Рис. 6. Строение гриба: *1* — внешний вид гриба (шампиньон); *2* — прорастающий «рожок» спорыньи; *3* — спорынья на ржи.



Рис. 7. Гриб белый. Плодовое тело.

Многие, особенно одноклеточные и колониальные, водоросли, принадлежащие к разным отделам, представляют важную часть планктона Мирового океана. Они являются первичными продуцентами органического вещества, за счет которого существует весь животный мир океана.

Кроме фитопланктона, в толще морей и океанов есть еще и фитобентос, представленный бурыми, красными, отчасти зелеными водорослями. Бурые образуют у берегов мощные подводные джунгли. Миллионы тонн водорослей после шторма выбрасываются на берег. В Атлантическом океане широко известны огромные скопления дрейфующих саргасс, представляющих сообщество водорослей и различных простейших животных организмов. Многие водоросли являются пищей мелких животных, которых в свою очередь поедают рыбы, поэтому рыбный промысел связан с планктоном и бентосом. В зарослях бентоса укрываются мальки рыб. Водоросли снабжают водные бассейны кислородом. Он, окисляя загрязненные воды, способствует очистке водоемов, например, от гнилостных анаэробных бактерий. Водоросли широко используются человеком в промышленности и сельском хозяйстве, например как удобрение в приморских странах, некоторые используются в пищу.

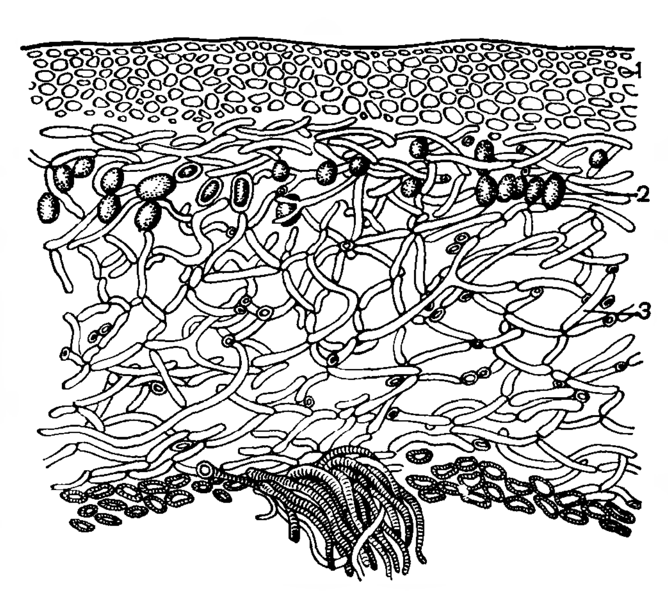


Рис. 8. Поперечный разрез лишайника:
1 — корковый слой; *2* — включения клеток водорослей; *3* — гифы гриба. Внизу видны ризоиды.

Кроме практического значения, водоросли имеют немалый теоретический интерес. В частности, надо отметить, что половой процесс, характерный для высших растений, которые, несомненно, возникли из каких-то водорослей, эволюционно вырабатывался у последних. Сравнивая половые явления у разных водорослей, приходят к выводу, что, вероятно, первичной формой полового процесса была хологамия, состоявшая в слиянии свободноживущих эукариотических клеток, не имевших еще клеточной оболочки. На смену хологамии пришла изогамия; в этом случае организм вырабаты-

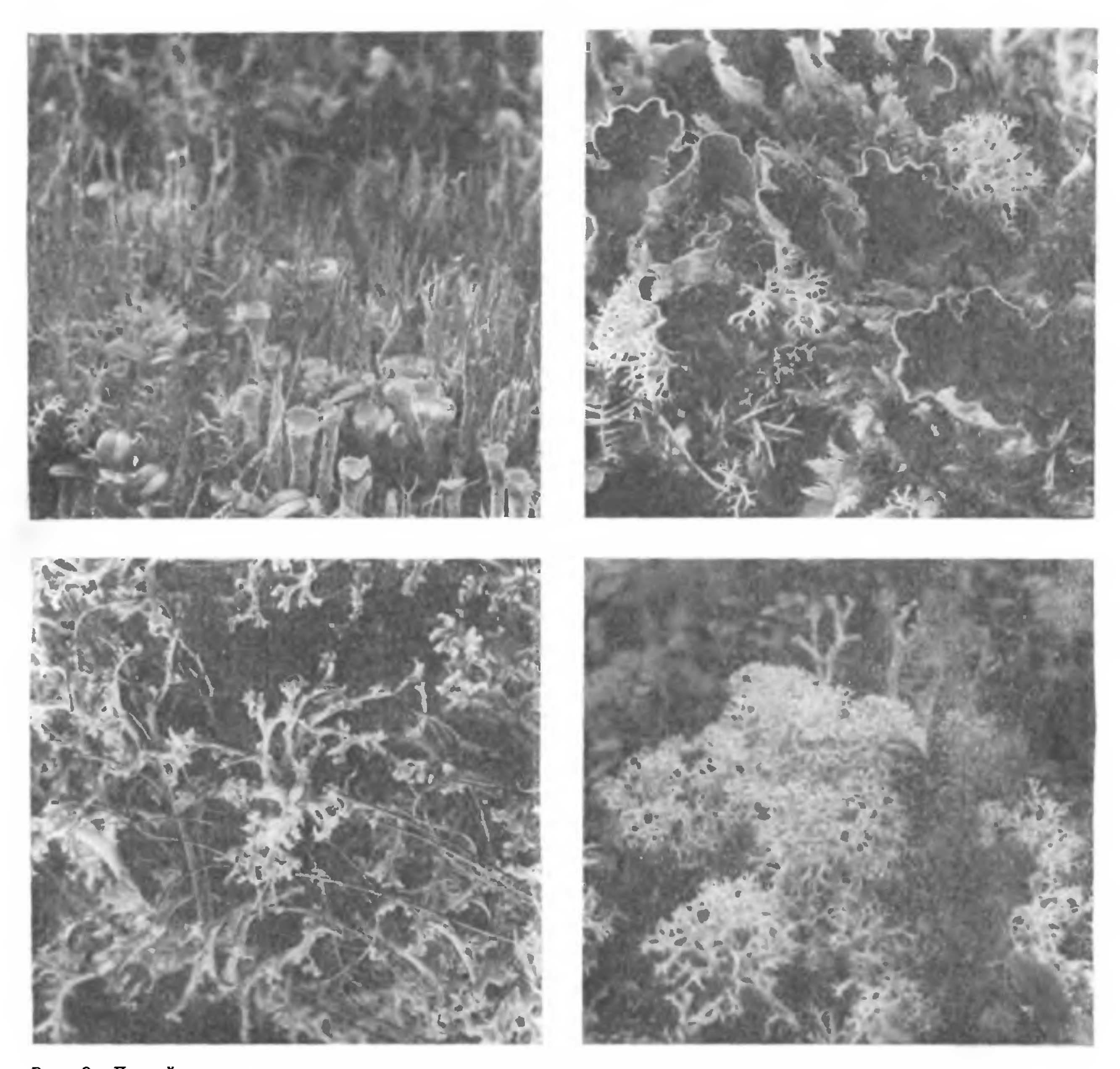


Рис. 9. Лишайники: **вверху** — кладония и пельтигера; **внизу** — цетрария и кладония.

вает специальные подвижные за счет жгутиков клетки — гаметы, равной величины и одинаковой формы. Дальнейшая дифференциация гамет по величине привела к **анизогамии** (или **гетерогамии**) и, наконец, к **оогамии**. В последнем случае неподвижная оплодотворяемая клетка — **яйцо** (**яйцеклетка**) — оплодотворяется активно подвижной мужской гаметой — **сперматозоидом**.

У водорослей впервые эволюционно возникло и закрепилось чередование в цикле развития полового и бесполого поколений, т. е. **спорофита** и **гаметофита**, а соответственно им — **диплофазы** (двойной набор хромосом) и **гаплофазы** (гаплоидный, т. е. однократный, набор хромосом).

Грибы (табл. 1, рис. 6, 7) — гетеротрофные организмы, лишенные хлорофилла и пластид. Они ведут паразитный или сапрофитный образ жизни. Только немногие из них обитают в водной среде. На суше они достигли огромного разнообразия видов и **биотипов**,

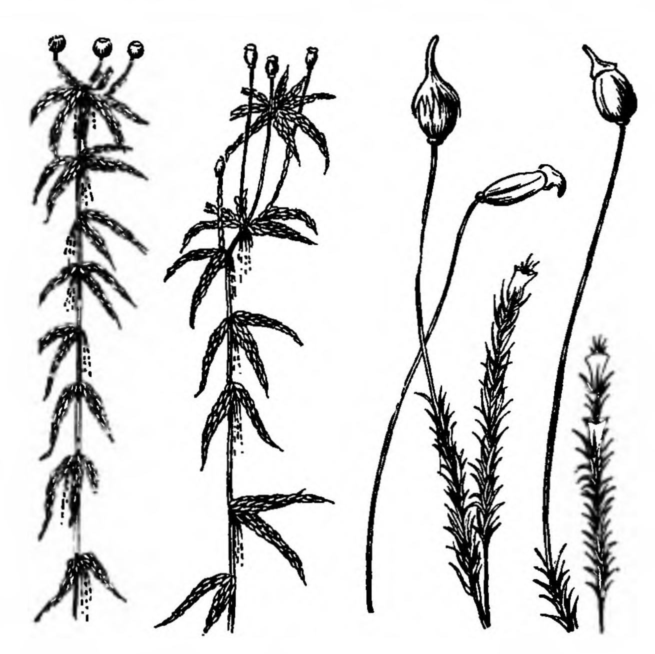


Рис. 10. Мох сфагнум. Рис. 11. Мох кукушкин лен.

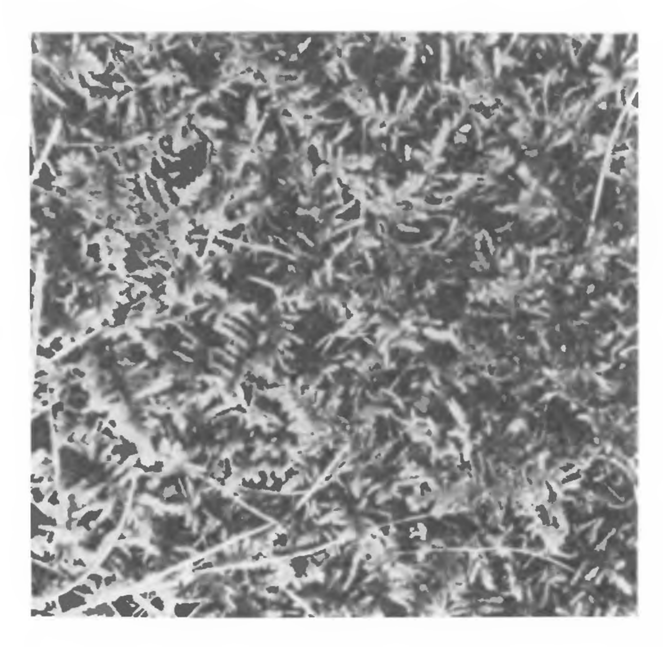


Рис. 12. Покров зеленого мха в лесу.

а также широкого географического распространения. Тело большинства грибов состоит из особых нитей, называемых гифами. Всю совокупность гиф гриба называют мицелием. Поперечные перегородки внутри мицелия есть только у высших грибов, однако они не сплошные, а с отверстием в средней части. У многих высших грибов нити мицелия развиваются тесно соединенными пучками, образуя длинные тяжи; они могут пронизывать древесину деревьев, деревянные балки в строениях. Клетки многих грибов многоядерные. Мицелий гриба бывает поверхностным и внутренним, пронизывающим субстрат. Множество грибов живет паразитами зеленых высших растений; в частности, они опаснейшие враги культурных растений, вызывая вспышки болезней — эпифитотии — среди них. В разных странах Земли ежегодно большие площади полевых и древесных насаждений дают низкие урожаи, а нередко и погибают вследствие нападения грибных паразитов (рис. 6).

Грибные паразиты обладают многими приспособлениями для размножения и распространения, для длительного сохранения жизнеспособности. Они не только паразитируют на надземных частях зеленых растений, но и заселяют почвы, поражают корневые системы культурных и диких растений, а споры их в огромном количестве постоянно находятся в биосфере. Заспоренность ее достигает чудовищных размеров. Распространение спор грибов воздушными течениями связано с разнообразными баллистическими механизмами, выбрасывающими споры, которые подхватываются и разносятся токами воздуха. Иногда образуются как бы споровые облака. Особые ловушки на самолетах позволили установить среднюю концентрацию спор многих грибных паразитов на разных высотах. Даже простые ловушки в двух метрах от почвы показали, что в среднем насчитывается 12 500 спор на 1 *м*^{3} воздуха. Споры потом оседают на растениях с дождем или приносятся ветром. Споры ржавчины пшениц, разносимые ветром, обнаруживаются даже над океаном, далеко от материков.

Грибы многих видов, особенно шляпочные, употребляются в пищу человеком и животными (рис. 7).

Положительна роль грибов как продуцентов ценных медицинских антибиотиков. В круговороте веществ (в биосфере) грибы, как и бактерии, играют важную роль разрушителей органического вещества, обеспечивающих возвращение в среду того, что изымают из нее зеленые растения. Принято считать, что грибы не нуждаются в световой энергии. Однако у большинства грибов образование спор и половой процесс происходят под влиянием коротковолновых лучей спектра, которые, вероятно, поглощаются каротиноидами.

Назовем еще одну группу гетеротрофных эукариотических низших растений — миксомицеты, или слизевики. Это совершенно своеобразная группа, отличная от всех других растений тем, что вегетативная их жизнь происходит в состоянии голой многоядерной плазмы, не покрытой оболочкой.

К низшим растениям относятся и такие своеобразные организмы, как лишайники (табл. 1, рис. 8 и 9). Слоевище (тело) лишайника составлено двумя организмами — грибом и водорослью, находящимися во взаимно полезном сожительстве — симбиозе. Снаружи лишайник обычно покрыт плотным корковым слоем из тесно сплетенных и видоизмененных гиф гриба. Внутренняя часть состоит из многочисленных гиф, оплетающих отдельные клетки и целые группы водорослей. Грибы, участвующие в симбиозе, относятся к высшим, т. е. к классу сумчатых, реже — базидиальных, а водоросли — из типа зеленых, реже — сине-зеленых водорослей.

Симбиоз возник в природе на такой физиологической основе: гриб, прикрепляющий лишайник к субстрату, обеспечивает водоросль водой и растворенными в ней минеральными веществами, а также системой ферментов; водоросль в процессе фотосинтеза вырабатывает углеводы, которые используются как самой водорослью, так и грибом. В значительной мере водоросль получает воду и пыль, содержащую неорганические вещества, из атмосферы.

Лишайники — самые неприхотливые растительные организмы. Они поселяются на горных склонах и камнях, на коре деревьев, на поверхности обнаженных необрабатываемых почв и в других местах. Но эти растения крайне чувствительны к загрязненности атмосферы некоторыми газообразными примесями, поэтому их не встретишь в центральной части больших городов.

Фотосинтез лишайников ослаблен, однако они способны к фотосинтезу в зимний период при низких температурах, доходящих до —35°С. В тундрах лишайники занимают огромные площади, и некоторые из них, так называемые ягели, служат основным кормом северных оленей в зимнее время, добываемым оленями из-под снежного покрова (рис. 9).

До сих пор речь шла о низших растениях. Теперь кратко расскажем о высших зеленых растениях. К ним относятся давно вымершие псилофиты (первые поселенцы суши, происшедшие от зеленых или бурых водорослей), затем ныне живущие мхи, папоротники, голосеменные и покрытосеменные (цветковые) растения. Все они, как правило, обитатели суши, но среди них есть и обитатели водоемов.

Вегетативное тело большинства высших растений расчленяется на корни и побеги, состоящие, в свою очередь, из стеблей и листьев. В осевых органах их спорофита (корнях, стеблях), а иногда и гаметофита (например, зеленые лиственные мхи) имеется стела (внутренняя система проводящих элементов). Типичен для высших растений женский половой орган — архегоний, наблюдаемый у мохообразных, папоротников и большинства голосеменных. В ходе эволюции архегоний упрощался, и уже у некоторых голосеменных он отсутствует. В наиболее молодой по вре-

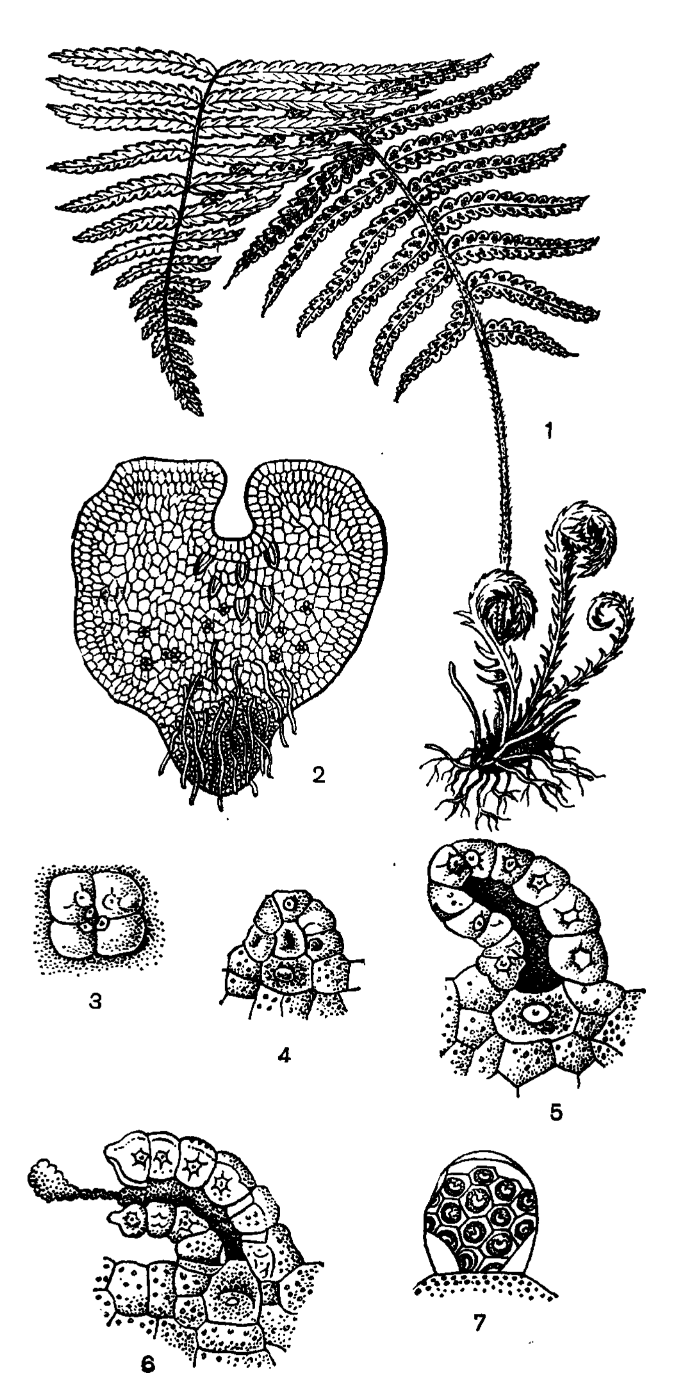


Рис. 13. Развитие папоротника:

1 — взрослое растение (спорофит); *2* — заростой (гаметофит); *3—6* — развитие архегония; *7* — зрелый антеридий.

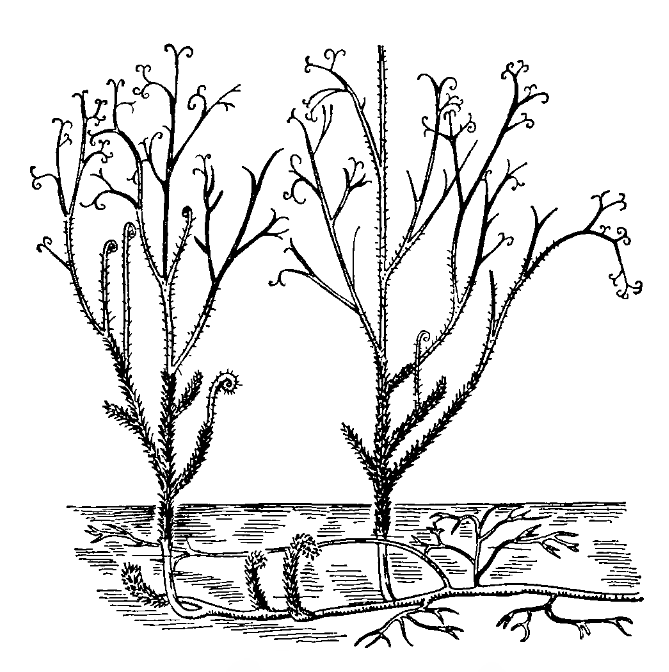


Рис. 14. Псилофит астероксилон (на стеблях видны зеленые выросты — предшественники листьев).

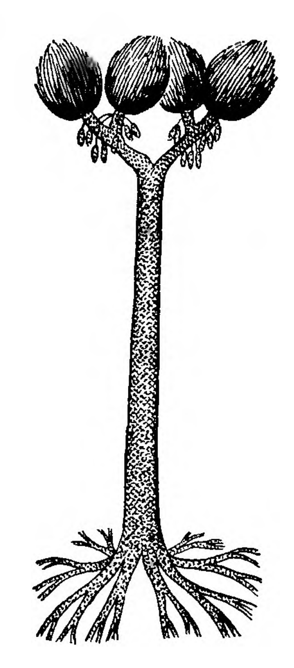


Рис. 15. Сигиллярия.



Рис. 16. Лист папоротника.

мени появления группе высших растений — у цветковых, или покрытосеменных, от архегония осталась лишь важнейшая его часть — яйцеклетка, развивающаяся в так называемом зародышевом мешке. У мхов нет корней; эти растения прикрепляются к субстрату особыми волосками — ризоидами. Мхи представляют одну из начальных, но слепую (без продолжения) ветвь эволюции, развивающуюся на основе преобладания в цикле гаплоидного гаметофита. Их спорофит не приспособлен или мало приспособлен к фотосинтезу и живет не самостоятельно, а прикрепляется к гаметофиту.

В классе настоящих мхов (табл. 2, рис. 10, 11, 12) определилось расчленение надземного тела растения на стебель и листья, а одноклеточные ризоиды заменились многоклеточными. Однако сфагновые мхи во взрослом состоянии не имеют ризоидов. Обитая на очень влажных почвах, они накопляют в листьях и в поверхностных слоях стеблей много воды. Эти ткани состоят из лишенных плазменного содержимого клеток, и движение воды по ним совершается по закону капиллярности. Обширные по территории покровы сфагновых мхов обусловливают постепенное заболачивание местности. Из не вполне разлагающихся отмерших частей сфагнов в течение длительных промежутков времени формируются мощные торфяники. Сфагновые мхи распространены в лесной зоне и в тундре северных и умеренных широт СССР до 70° с. ш. и в горах Кавказа. Торф — ценное топливо и удобрение. Сфагновые мхи могут самовозгораться и нередко являются причиной лесных пожаров.

Зеленые мхи, за немногими исключениями, не имеют на поверхности стеблей тканей, аккумулирующих воду. Зато в стеблях и листьях (жилки) выделяется пучок продольно вытянутых клеток, по-видимому, проводящей функции. Иногда такой пучок дифференцирован на элементы, проводящие органические вещества и проводящие воду. Зеленые мхи обитают преимущественно во влажных местах,

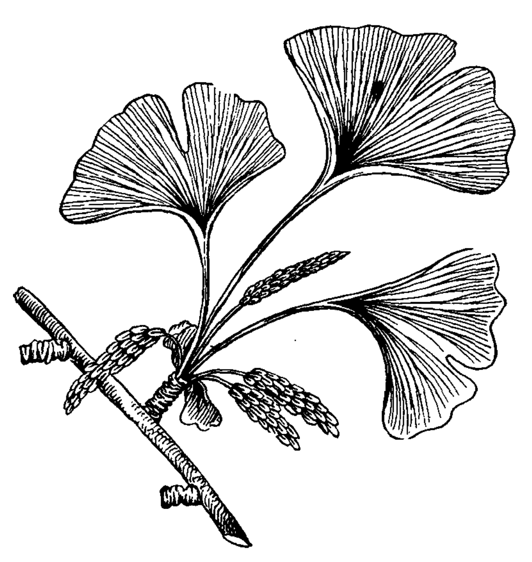


Рис. 17. Гинкго.

Рис. 18. Хвойные:
1 — ель; *2* — кедр; *3* — можжевельник; *4* — сосна.

но некоторые отличаются замечательной способностью переносить длительное обезвоживание. Зеленые мхи образуют обширные покровы в хвойных лесах, лесотундре, тундре и на некоторых типах болот. Много среди них эпифитов, обитающих на стволах и ветвях деревьев. Папоротники (табл. 2, рис. 13) почти исключительно наземные растения, распространяющиеся спорами, как и мхи; им свойственно чередование поколений. Отличаются от мхов преобладанием в цикле развития спорофита с корнями и олиственными побегами. Стебель спорофита имеет разнообразное и сложное строение. В нем всегда выражена стела, то компактная, то сильно расчлененная на проводящие пучки. Первые представители папоротникообразных появились не позже конца силурийского периода и, вероятно, были сходны с псилофитами, широко распространенными в девонском периоде. Псилофиты имели ось с примитивной стелой (протостелой). На стелющейся части оси были короткие всасывающие волоски (ризомоиды). От стелющейся оси кверху направлялись вертикальные, дихотомически разветвленные оси, которые заканчивались верхушечными спорангиями; таким образом, концы ветвей были спороносными. Такой спорангий со своей ножкой называется теломом. Этот же термин применяется к ветвям последнего порядка, не имеющим спорангиев. Вертикальная ось (прообраз стебля) была зеленой. Наружная ткань представляла кору с фотосинтезирующими клетками, покрытую с поверхности эпидермисом с устьицами и кутикулой. Внутренняя же часть (протостела) состояла из трахеид и окружавших их примитивных ситовидных трубок. У более совершенных псилофитов на стеблях появились небольшие выросты, увеличивающие фотосинтезирующую поверхность. Псилофиты просуществовали на Земле около 50 млн. лет и вымерли. Долго оставались известными только ископаемые спорофиты, а половое их поколение (гаметофит) не был известен. В последнее время появились

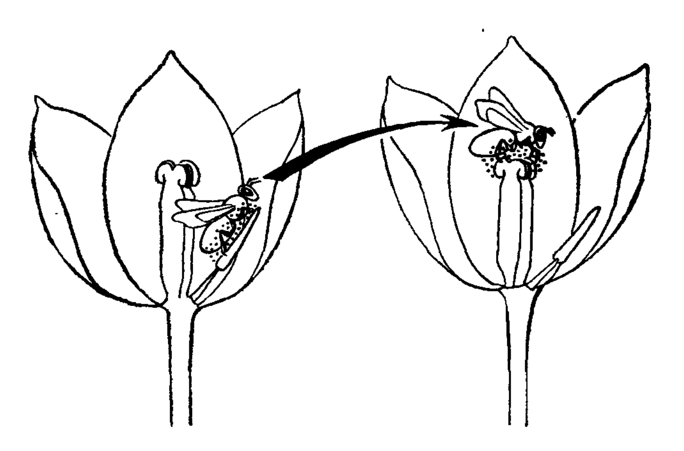


Рис. 19. Перекрестное опыление насекомыми.

сообщения о нахождении псилофитов с архегониями, т. е. о гаметофитах этих растений.

Псилофиты дали начало развитию разнообразных папоротников, к которым относятся и ныне живущие: плауны (плауны, селагинеллы и др.), хвощи и собственно папоротники. Плауны и хвощи представляют мелколистную линию эволюции, а папоротники — крупнолистную. У всех этих растений резко определились два поколения: одно бесполое (спорофит), другое половое (гаметофит). Спорофит — долговечен, гаметофит — эфемерен. На спорофите образуются спорангии со спорами. Спорангии у папоротников образуются на листьях. Это объясняется тем, что сам лист папоротника пс происхождению представляет собой уплощенный, фасциированный стебель — листоветку (рис. 13, 16).

Споры после раскрытия спорангия разносятся ветром и попадают на почву. Из проросшей споры образуется гаметофит, так называемый заросток. У папоротника, например, гаметофит представляет маленькую сердцевидную зеленую фотосинтезирующую пластинку, на нижней стороне ее появляются всасывающие ризоиды, а кроме них, еще половые органы — антеридии и архегонии. Весь заросток, как и оба половых органа, гаплоиден. В антеридиях образуются имеющие жгутики подвижные сперматозоиды, в архегониях — яйцеклетки. Сперматозоиды передвигаются в дождевой воде или росе к архегониям; один из них попадает в яйцеклетку, происходит оплодотворение. Из оплодотворенной диплоидной яйцеклетки возникает диплоидный зародыш, развивающийся далее в крупное, иногда долговечное растение (например, существуют и сейчас древовидные спорофиты папоротников).

Подавляющее большинство древних папоротникообразных растений вымерло в давно минувшие геологические эпохи (рис. 14, 15).

От хвощевидных (членистых) растений в современную эпоху сохранилось всего около двух с половиной десятков видов; несколько больше осталось плаунов, но только травянистых, в то время как в палеозое этот класс, по-видимому, изобиловал деревьями. В лучшем положении оказались папоротники; наиболее молодая ветвь их, развиваясь с позднего карбона, богато представлена и в современной флоре, их известно более 9000 видов.

На территории СССР встречаются папоротники только травянистого типа (рис. 16). Они заселяют овраги, сырые леса, иногда живут в воде. Древовидные папоротники встречаются только в тропических и субтропических странах.

Эволюция папоротникообразных привела к появлению и развитию так называемой разноспоровости. Споры и производящие их спорангии становились разными. Появились микроспорангии, мелкие споры которых прорастают в мужской гаметофит, и мегаспорангии, споры которых прорастают в женский гаметофит. У всех папоротников, плаунов и хвощей нет главного корня, а есть только придаточные корни на корневищах.

В своей совокупности на Земле мхи и папоротники создают часть органической материи (как теперь говорят — «биомассы») и уже поэтому заслуживают изучения и внимания.

В верхнедевонском периоде истории Земли возникли и распространились достигшие максимального развития в каменноугольном периоде семенные папоротники. Они известны только по ископаемым остаткам. Эти растения явились как бы новаторами в эволюции наземной флоры. В их внешнем облике много общего с папоротниками, и прежде всего крупные листья с многократно рассеченными листовыми пластинками. Но они существенно отличались от папоротников тем, что на их листьях формировались зачатки семян — семяпочки. По общему плану строения эти органы вполне соответствовали семяпочкам современных голосеменных. Здесь был покров (интегумент) с отверстием наверху (микропиле); в большей своей части он обычно срастался с наружной поверхностью покрываемого им массивного мегаспорангия, оставаясь свободным только наверху. В мегаспорангии, который у голосеменных обычно называют нуцеллусом, развивалась только одна мегаспора, которая здесь же и прорастала. В результате этого внутри мегаспоры образовывался мелкоклеточный заросток. Однажды в нем были найдены окаменевшие архегонии.

Из сказанного видно, что семенные папоротники заслуженно получили свое наименование. Они могут рассматриваться как родоначальники по отношению к прочим голосеменным.



Рис. 20. Однодольные: слева — любка двулистная; справа — ячмень.

Рис. 21. Двудольные: слева — медуница; справа — лютик.

Такое название им дано потому, что их семяпочки располагаются открыто (голо). К голосеменным относятся саговники (сохранилось около 100 видов их до нашего времени), гинкговые (сохранился один вид, главным образом в культуре) (табл. 3, рис. 17), хвойные (табл. 3, рис. 18) — наиболее обширная группа голосеменных современной флоры, оболочкосеменные. Нацело вымерли беннеттитовые, кордаиты и семенные папоротники. Отметим, что главный корень появился у голосеменных, начиная с саговниковых. Кроме того, саговники и гинкговые — последние в эволюции наземных растений из тех, у которых оплодотворение осуществляется подвижными сперматозоидами, обла-

дающими жгутиками. Отметим также, что семя возникло у растений раньше, чем цветок и плод.

Из некогда господствовавшего отдела голосеменных растений в современной флоре широко развиты хвойные. Из всех голосеменных хвойные наиболее приспособились к современным условиям биосферы. Ныне в этой группе растений насчитывают около 550 видов. Значительно преобладают хвойные в северном полушарии. Сосна, ель, пихта, кедр, лиственница, кипарис, туя, можжевельник и тис широко распространены в северном полушарии, особенно вдоль Тихого океана. Наиболее древний очаг происхождения хвойных — китайский. Наибольшее число видов сосны (около 50) обитает в Мексике. Травянистые растения среди хвойных и голосеменных вообще неизвестны. В южном полушарии из хвойных распространены подокарпус, араукария и некоторые другие.

П о к р ы т о с е м е н н ы е, или ц в е т к о в ы е, растения (табл. 4—6) по сравнению с другими высшими растениями в настоящее время значительно преобладают в растительном покрове. Появившись, вероятно, в юрском периоде, около середины мелового периода они стали необыкновенно быстро распространяться, обнаружив исключительную способность к видообразованию. Русский ботаник М. И. Г о л е н к и н дал им удачное название «победителей в борьбе за существование». Отличительной особенностью покрытосеменных служит наличие п л о д а, развивающегося, в основном, из завязи ц в е т к а. Цветок — это укороченный спороносный побег, в котором женские спороносные листья (мегаспорофиллы) превращены в плодолистики, а мужские (микроспорофиллы) — в тычинки. Цветок служит для образования микроспор — пыльцы — в пыльниках и макроспор в семяпочках. В результате сложного процесса развития в пылинках формируются мужские безжгутиковые гаметы, а в процессе развития макроспоры (зародышевый мешок) — яйцеклетка. После оплодотворения, которому предшествует опыление, образуется зародыш, заключенный в семени. Семена находятся в плодах.

Процессы цветения, оплодотворения, образования плодов и семян — весьма сложные многообразные явления, связанные не только с внутренними генетическими закономерностями, но и с участием в опылении ветра, многих видов насекомых (жуков, пчел, шмелей, ос, мух, муравьев, трипсов и др.), птиц (особенно колибри) и даже некоторых млекопитающих. Широкое распространение перекрестного опыления свидетельствует об эволюционном преимуществе его в сравнении с самоопылением. Перекрестное опыление обеспечивает широкий обмен генетическим материалом (рис. 19).

Значительное большинство видов цветковых растений сосредоточено в тропических широтах (около 120 000 видов); в субтропических, умеренных и холодных широтах — не менее 22 000 видов. Тропические виды по преимуществу древесные (даже в тех случаях, когда принадлежат к семействам умеренных широт).

Цветковые растения обычно разделяются на д в у д о л ь н ы е и о д н о д о л ь н ы е (рис. 20, 21). Первый из этих классов (двудольные) по числу видов в 4—5 раз превосходит второй (однодольные). В биохимическом отношении двудольные отличаются многообразием и синтезом более сложных веществ. Но нельзя забывать, что такие однодольные, как пшеница, рис, рожь, кукуруза, сахарный тростник, банан, финиковая пальма, незаменимы в пище человека.

Сочетание видов растений на земном шаре сложилось исторически в процессе естественного и искусственного отборов, на основе наследственной изменчивости, гомологических рядов этой изменчивости, на основе мутаций и гибридизации, а также рекомбинаций. В естественной обстановке виды развиваются и успешно размножаются там, где они хорошо приспособлены к среде, в которой обитают. Организация растения, его цикл развития сложились под совокупным воздействием генотипа и среды. На горьком опыте человечество убедилось в огромном влиянии леса на биосферу и ухудшении климата после уничтожения лесов.

Каждому континенту, его большим физико-географическим районам свойственна своя ф л о р а, т. е. совокупность семейств, родов и видов растений. Они сочетаются в так называемые ф и т о ц е н о з ы, т. е. естественные сообщества видов. Совокупность фитоценозов на определенной большой территории составляет ее р а с т и т е л ь н о с т ь, или р а с т и т е л ь н ы й п о к р о в.

Земной шар разделен на ряд ф л о р и с т и ч е с к и х царств и о б л а с т е й. Флора их имеет общее историческое происхождение. В состав каждой флоры входят свои эндемические (свойственные только этой флоре) семейства, еще чаще — эндемические роды и значительное число эндемических видов. Конечно, флоры не замкнуты, виды проникают в другие флористические области независимо от человека, но в большей мере благодаря людям (см. стр. 117).

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

Растение, как и всякий живой организм, состоит из клеток, причем каждая клетка порождается тоже клеткой. Клетка — это простейшая и обязательная единица живого, это его элемент, основа строения, развития и всей жизнедеятельности организма.

Существуют растения, построенные из одной-единственной клетки. К ним относятся одноклеточные водоросли и одноклеточные грибы. Обычно это микроскопические организмы, но есть и довольно крупные одноклеточные (длина одноклеточной морской водоросли ацетабулярии достигает 7 *см*). Большинство растений, с которыми мы сталкиваемся в повседневной жизни,— это многоклеточные организмы, построенные из большого числа клеток. Например, в одном листе древесного растения их около 20 000 000. Если дерево имеет 200 000 листьев (а это вполне реальная цифра), то число клеток во всех них составляет 4 000 000 000 000. Дерево в целом содержит еще раз в 15 больше клеток.

Растения, за исключением некоторых низших, состоят из органов, каждый из которых выполняет свою функцию в организме. Например, у цветковых растений органами являются корень, стебель, лист, цветок. Каждый орган обычно построен из нескольких тканей. Ткань — это собрание клеток, сходных по строению и функциям. Клетки каждой ткани имеют свою специальность. Выполняя работу по своей специальности, они вносят вклад в жизнь целого растения, которая состоит в сочетании и взаимодействии разных видов работы различных клеток, органов, тканей.

Основными, самыми общими компонентами, из которых построены клетки, являются ядро, цитоплазма с многочисленными органоидами различного строения и функций, оболочка, вакуоль. Оболочка покрывает клетку снаружи, под ней находится цитоплазма, в ней — ядро и одна или несколько вакуолей. Как строение, так и свойства клеток разных тканей в связи с их разной специализацией резко различаются. Перечисленные основные компоненты и органоиды, о которых речь пойдет дальше, развиты в них в различной степени, имеют неодинаковое строение, а иногда тот или иной компонент может вовсе отсутствовать.

Главнейшими группами тканей, из которых построены вегетативные (непосредственно не связанные с размножением) органы высшего растения, являются следующие: покровные, основные, механические, проводящие, выделительные, меристематические. В каждую группу обычно входит несколько тканей, имеющих сходную специализацию, но построенных каждая по-своему из определенного вида клеток. Ткани в органах не изолированы друг от друга, а составляют системы тканей, в которых элементы отдельных тканей чередуются. Так, древесина — это система из механической и проводящей, а иногда и основной ткани.

Возьмем для примера два органа высшего растения — лист и стебель. И мы увидим, насколько разнообразны по строению и работе клетки, образующие их ткани (рис. 22 и 23). Мы увидим также, как приспособлено строение клеток каждой ткани к выполнению их специальных функций.

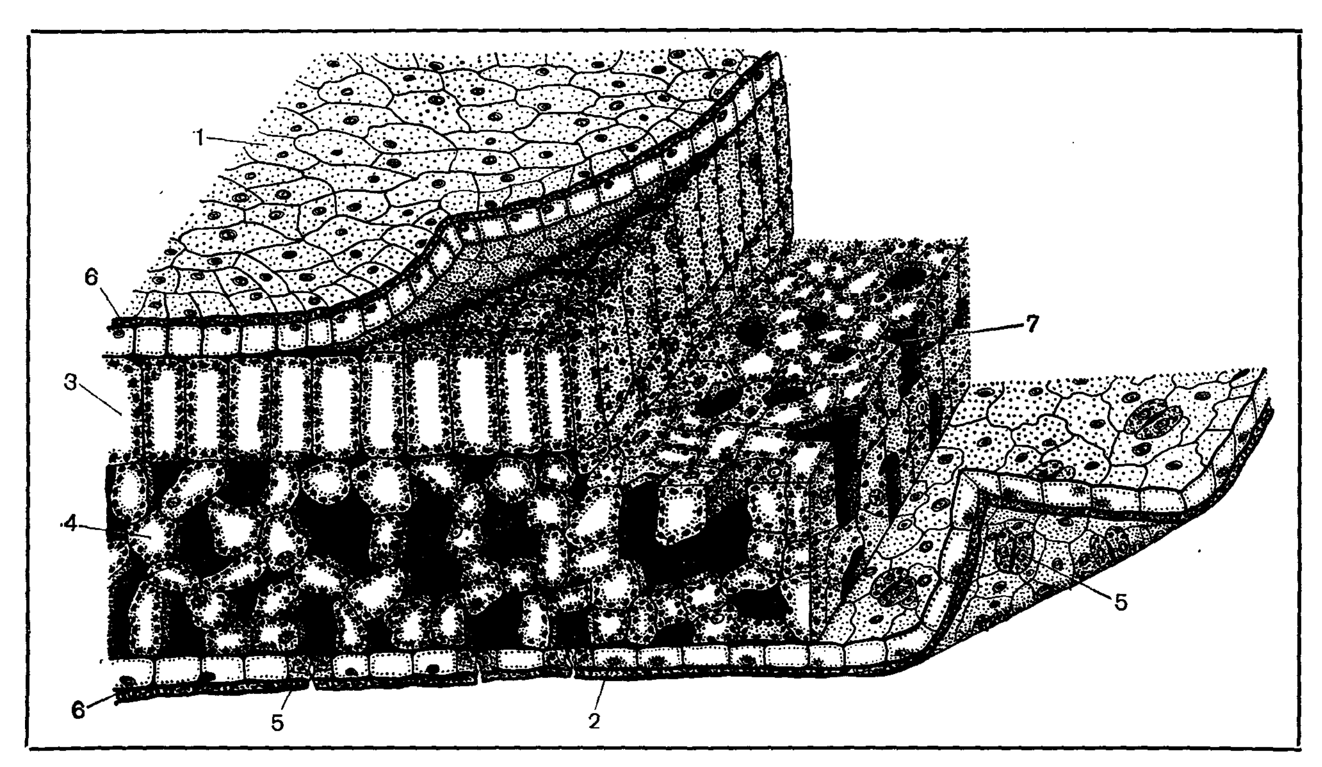


Рис. 22. Клеточное строение части листа двудольного растения.

Показаны верхняя и частично нижняя поверхность, продольный и поперечный срезы. Области проводящих путей — жилок — не изображены. В правой части слой верхнего эпидермиса отогнут. *1* — клетки верхнего эпидермиса; *2* — клетки нижнего эпидермиса; *3* — клетки столбчатой паренхимы; *4* — клетки губчатой паренхимы; *5* — замыкающие клетки устьиц, щель между каждой их парой — просвет устьица; *6* — кутикула, покрывающая слой как верхнего, так и нижнего эпидермиса; *7* — межклеточные пространства, т. е. полости между клетками, в данном случае — губчатой паренхимы (они заполнены воздухом, сообщаются между собой, а через просветы устьиц — и с внешней средой; на рисунке они изображены темным). Ядра имеются во всех клетках эпидермиса и листовой паренхимы, но на срезах они видны не везде, так как во многих клетках срез проходит в стороне от ядра, выше или ниже его. В паренхимных и околоустьичных клетках видны хлоропласты. Цитоплазма во всех представленных на рисунке клетках расположена пристеночно (изображена пунктиром).

Покровные ткани — эпидермис, пробка, корка — защищают органы растения от неблагоприятных воздействий: от высыхания, перегрева, переохлаждения, лучистой энергии, механических повреждений, излишнего намокания, от проникновения чужеродных организмов, например бактерий. Эпидермис покрывает обе поверхности листа, молодые побеги и лепестки. Как правило, это один слой клеток. Те стенки клеток, которыми они соприкасаются между собой, обычно извилистые, причем выступ одной заполняет вогнутость соседней. Это способствует прочному соединению клеток, которые в результате образуют единый плотный пласт. Внешние, граничащие с воздухом стенки клеток более толстые.

Эпидермальные клетки выделяют вещества, откладывающиеся на них снаружи в виде пленки (например, кутин, образующий плотную кутикулу, и воск; кутин к тому же пропитывает и сами внешние стенки эпидермальных клеток). Толстая внешняя оболочка и наружная пленка из кутина и воска обеспечивают изоляционные, защитные свойства этой ткани. Сквозь ее слой затруднено проникновение газов, воды, бактерий. Однако воздух обязательно должен входить внутрь зеленых частей растения, а наружу выходят водяные пары и кислород. Обмен газами, а также водяным паром между атмосферой и внутренними тканями молодых органов, покрытых эпидермисом, осуществляется с помощью устьиц.

Устьица образованы специальными клетками эпидермиса, между двумя из которых (так называемыми замыкающими клетками устьица) имеется отверстие регулируемой величины — устьичная щель. Через нее осуществляется связь между атмосферой и воздухоносными межклеточными пространствами толщи листа или другого органа, покрытого эпидермисом. Замыкающие клетки устьиц под влиянием перемены условий влажности или освещения меняют свою форму, смыкаясь друг с другом или размыкаясь. При этом они открывают или, соответственно, закрывают устьичную щель. На свету, когда растение фотосинтезирует и нуждается в притоке углекислого газа из атмосферы, устьичные щели открыты. Ночью они закрываются; замыкающие клетки закрывают просветы устьиц и в жаркое время дня, что

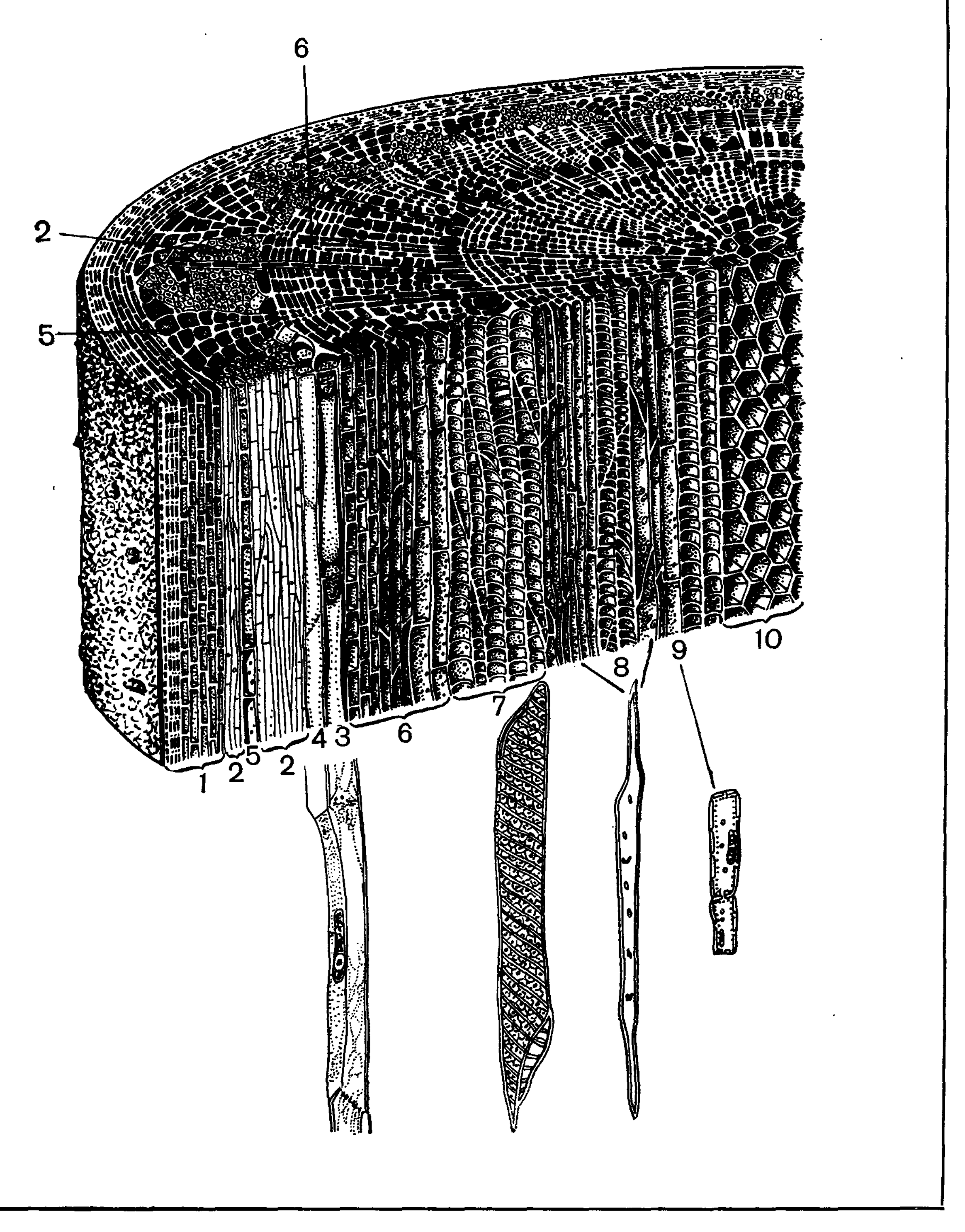


Рис. 23. Клеточное строение однолетнего стебля липы. Продольный и поперечный срезы:

1 — система покровных тканей (снаружи внутрь: один слой эпидермиса, пробка, первичная кора); *2—5* — луб: *2* — лубяные волокна, *3* — ситовидные трубки, *4* — клетки-спутники (*3* и *4* вынесены на поля, где изображены более крупно), *5* — клетки лубяной паренхимы; *6* — клетки камбия, в крайних слоях растянутые, дифференцирующиеся; *7—9* клеточные элементы древесины: *7* — клетки сосудов, *8* — древесные волокна, *9* — клетки древесной паренхимы (*7*, *8* и *9* показаны также крупно); *10* — клетки сердцевины.

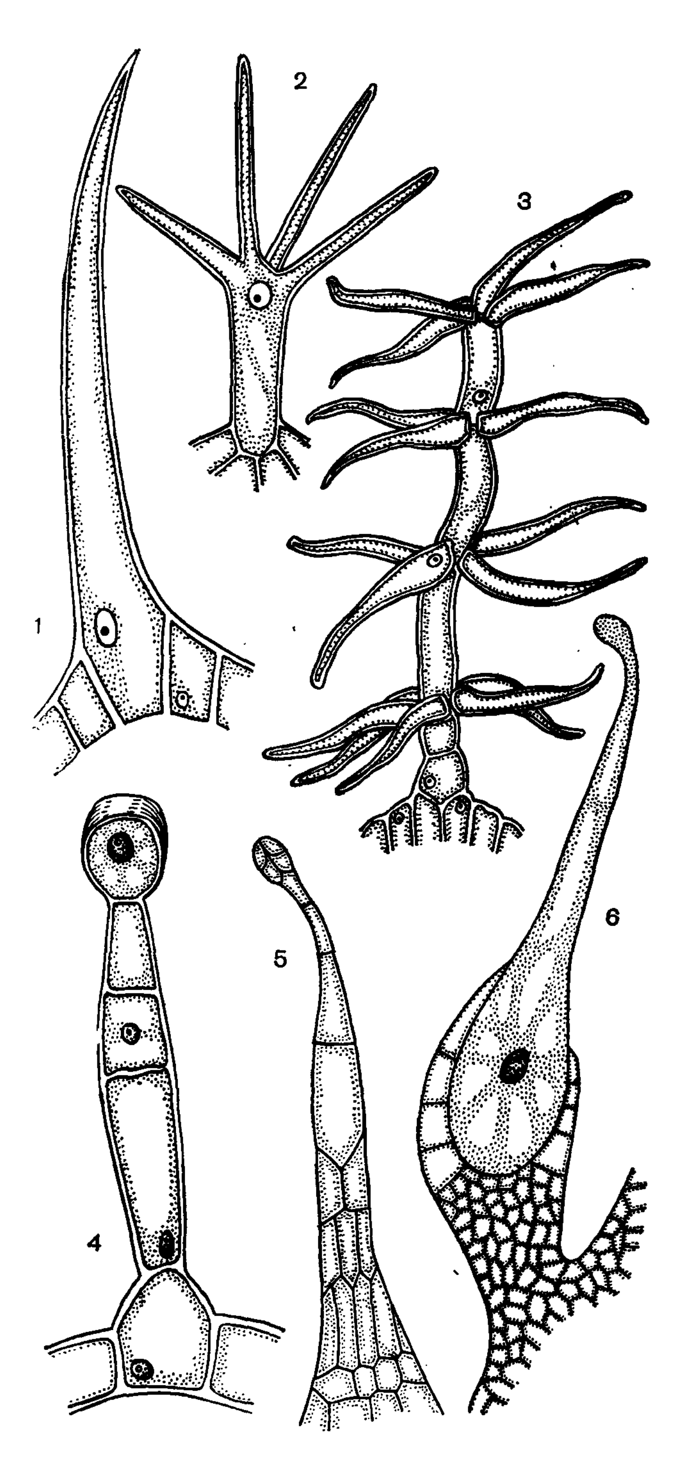


Рис. 24. Различные типы волосков эпидермиса:

1—3 — одноклеточные волоски; *4—6* — многоклеточные волоски; *1* — волосок подмаренника, *2* — разветвленные волоски обриеции, *3* — клетки-волоски коровяка, *4* — волоски герани, *5* — волоски камнеломки, *6* — жгучий волосок жгучей крапивы.

предохраняет растение от большой потери воды, от увядания.

Часто эпидермальные клетки образуют выросты — в о л о с к и (рис. 24). Иногда это многоклеточные образования, в других случаях каждый волосок представляет собой отросток одной клетки, лежащей в общем слое эпидермиса. Они играют защитную, опорную (например, у вьющихся или стелющихся растений), выделительную роль. Важны корневые волоски — трубчатые выросты эпидермальных клеток корня. Они увеличивают всасывающую поверхность последнего. Подсчитано, что на 14 млн. боковых корней одного растения ржи развивается до 14 млрд. корневых волосков. Площадь поверхности корней составляет при этом 232 *м*², а волосков — 400 *м*². Эпидермис многих семян или плодов образует волоски, способствующие расселению семян, а тем самым растений. Часто волоски использует и человек. Пример этого — хлопок, представляющий собой эпидермальные волоски семян хлопчатника; его волоски имеют толстые целлюлозные оболочки и достигают в длину 70 *мм*.

В стебле многолетних растений под эпидермисом, на смену ему, развивается более грубая защитная ткань — п р о б к а. Клетки ее отмирают, утрачивают протопласт и состоят только из толстых стенок, которые окружают полость, заполненную воздухом или смолистыми веществами. Стенки пропитаны суберином, делающим их водо- и воздухонепроницаемыми, теплоизолирующими, а также прочными, упругими. Они могут к тому же и одревесневать. Примером этой ткани служит береста. Она довольно тонка, а вот пробка пробкового дуба достигает толщины в несколько десятков сантиметров. Пробка в некоторых местах прерывается ч е ч е в и ч к а м и — образованиями из иной ткани, которая проницаема для воды и воздуха. Через чечевички осуществляется обмен внутренних частей ствола с окружающей средой. Чечевички развиваются на местах устьиц.

В стебле под покровными тканями находятся клетки л у б а. Луб — это система из элементов нескольких тканей: проводящей, опорной, основной. Важнейший элемент луба — с и т о в и д н ы е т р у б к и. Они построены из удлиненных клеток, вытянутых вдоль стебля, сочлененных друг с другом концами. Это живые, но безъядерные клетки, элементы цитоплазмы в которых расположены пристенно. Оболочки в местах стыка этих клеток имеют многочисленные отверстия, так что перегородки подобны ситу. В результате этого смежные клетки сообщаются между собой и тем самым оказываются объединенными в длинные трубки, тянущиеся сквозь жилки и черешки листьев, по стеблю и корню.

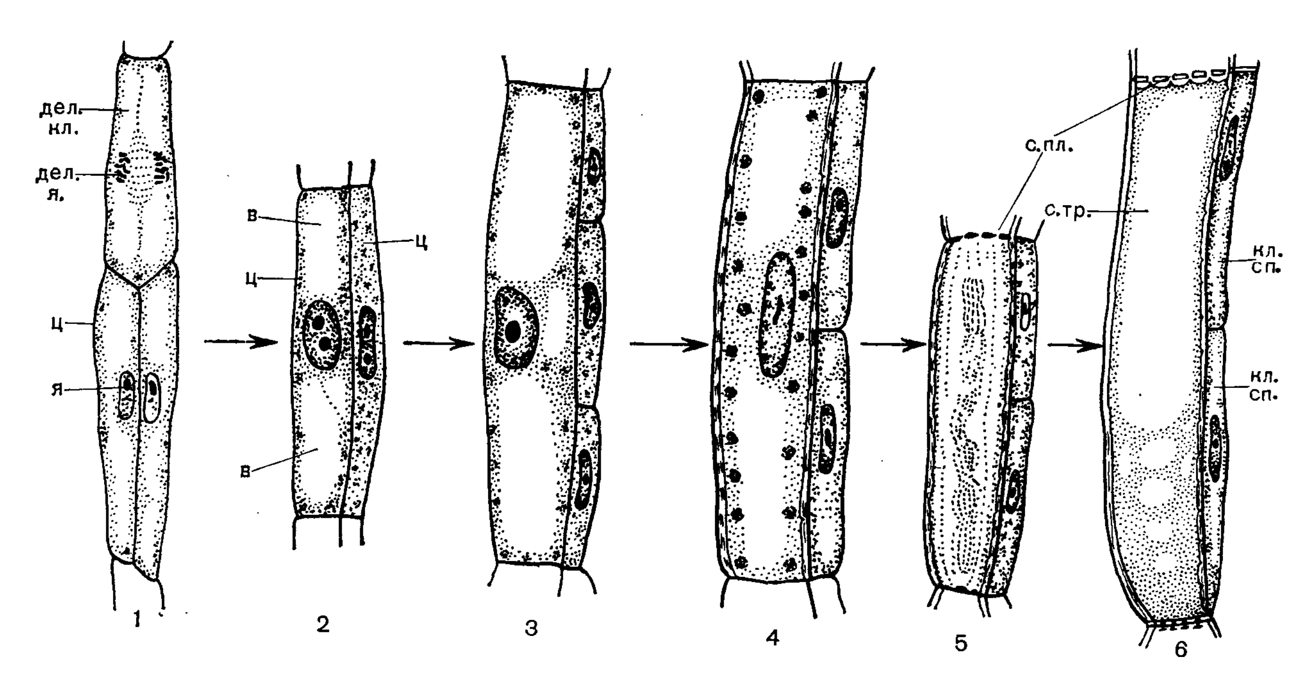


Рис. 25. Процесс дифференциации клетки: образование в стволе из меристематических (камбиальных) клеток специализированных клеток луба — ситовидных трубок и клеток-спутников:

1 — исходные камбиальные клетки: вверху — делящаяся клетка; внизу — две клетки, результат только что закончившегося деления их предшественницы, материнской клетки; *2* — начало дифференциации клеток: из левой клетки начинает образовываться ситовидная трубка, из правой — клетка-спутник. Левая клетка утолщается, в ней возникает и увеличивается вакуоль, цитоплазма занимает лишь пристеночную и околоядерную области. Правая клетка заполнена цитоплазмой с ядром, готовится к поперечному делению; *3* — следующий этап дифференциации: левая клетка выросла в длину и ширину, вакуоли увеличились, правая поделилась; *4* — у левой утолстилась клеточная стенка; *5* — в левой ядро рассасывается, в клеточных стенках, на стыках с соседними клетками (вверху и внизу), образуются поры, т. е. эти стенки превращаются в ситовидные пластинки; *6* — в левой клетке ядро рассосалось, в центре клетки — полость, ситовидные пластинки уже образовались; левая клетка близка к тому, чтобы стать ситовидной трубкой; правые клетки превратились в клетки-спутники. *Дел. кл.* — делящаяся клетка; *дел. я.* — делящееся ядро; *я* — ядро неделящееся; *ц* — цитоплазма; *в* — вакуоль; *с. пл.* — ситовидная пластинка; *с. тр.* — ситовидная трубка; *кл. сп.* — клетка-спутник.

По системе ситовидных трубок продукты, образующиеся в зеленых частях растений, перемещаются ко всем его другим частям, питают их. Основным из транспортируемых продуктов является сахароза. Ситовидные трубки — это элемент проводящей ткани. Около клеток ситовидных трубок имеются клетки-спутники. Они содержат ядра, и их протопласт имеет непосредственные связи с цитоплазмой безъядерных ситовидных клеток. В лубе встречаются также участки, состоящие из паренхимных клеток (т. е. клеток, длина, ширина и высота которых близки по величине). В них откладываются различные вещества — крахмал, масла, смолы. Это клетки основной ткани.

Кроме того, луб содержит элементы опорной ткани — лубяные волокна. Это очень длинные клетки с утолщенными стенками; длина клетки может превышать ее ширину в тысячи раз. У льна длина тонких вытянутых лубяных волокон достигает 4 *см*, а у рами — даже 35 *см*. Обычно это мертвые клетки, без протопласта. Они выполняют механическую функцию, создавая прочность стебля.

Большинство специализированных клеток не способно к размножению. Однако растение растет всю свою жизнь, и в течение всей жизни в нем образуются новые клетки. Они развиваются из клеток образовательных — меристематических — тканей. Размножение делением является специализацией меристематических клеток, их функцией в организме. Происшедшие из них клетки развиваются, превращаясь в те или иные специализированные клетки — клетки ситовидных трубок, клетки пробки, волокна и т. д. Образовательная ткань находится в разных частях растения (например, в точках роста — на верхушках побегов, корней). В толще стебля обычно есть несколько слоев образовательной ткани. Под слоем пробки находятся клетки феллогена, которые, делясь, пополняют число клеток пробки, корки. Внутрь от луба располагается слой клеток камбия. Те из порождаемых ими клеток, которые образуются снаружи от камбия, развиваются в клетки луба (рис. 25). Оказавшиеся внутри, т. е. ближе к оси ствола, дают начало клеткам древесины.

Древесина состоит из элементов проводящей, опорной и основной тканей. К первым отно-

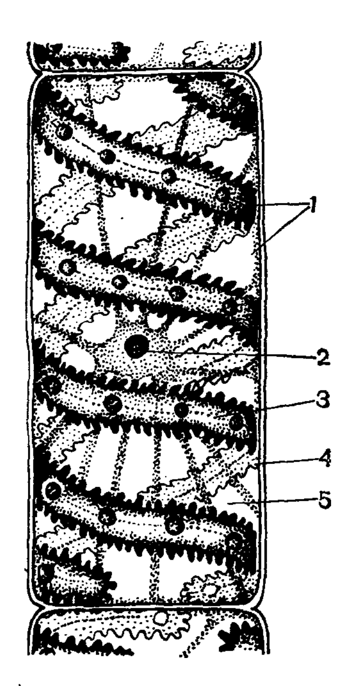




Рис. 26. Клетка многоклеточной нитчатой зеленой водоросли спирогиры сомнительной:

1 — цитоплазма; *2* — ядро с ядрышком; *3* — хроматофор, спиральной лентой вьющийся внутри клетки; *4* — оболочка; *5* — вакуоли.

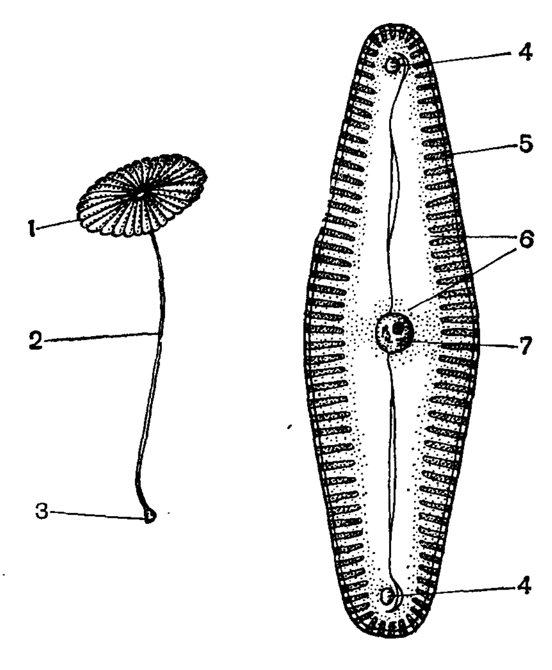


Рис. 27. Одноклеточные растения.

Слева — морская зеленая водоросль ацетабулярия средиземноморская, состоящая из гигантской клетки, изображенной в натуральную величину: *1* — шляпка; *2* — стебелек; *3* — ризоиды с ядром. Справа — пресноводная диатомовая водоросль пиннулярия зеленая: *4* — конечные узелки шва панциря; *5* — перистая структура панциря; *6* — цитоплазма; *7* — центральный узелок.

сятся волокна древесины — длинные мертвые клетки с одревесневшими стенками; ко вторым — сосуды, представляющие собой результат слияния многих клеток; к третьим — клетки древесной паренхимы. Клетки, дифференцирующиеся из камбиальных элементов в проводящие (сосуды), растут в длину и ширину. Их боковые стенки утолщаются и одревесневают. В стенках, однако, остаются поры, закрытые лишь тонкой оболочкой. Перегородки на стыках смежных клеток исчезают, протопласт отмирает. В результате образуются длинные сосуды, состоящие из одних стенок. Проводящая система тянется сквозь корень и стебель в лист. По таким сосудам осуществляется восходящий ток воды и растворенных в ней солей от корней ко всем органам растения.

В центре стебля находятся клетки сердцевины — округлые или многогранные паренхимные клетки. Это элементы основной ткани. Иногда они полые, и в них находится воздух; иногда они заполнены запасными питательными веществами, различными кристаллами, танинами. Стенки их могут быть одревесневшими. Древесину и луб пронизывают радиальные лучи. Их клетки являются производными камбия и несут запасающую функцию. На уровне луба эти лучи заметно расширяются.

В мякоти листа между верхним и нижним эпидермисом находится основная ткань — клетки с тонкими оболочками и большим количеством зеленых пластид — хлоропластов. В этих клетках происходит фотосинтез. Верхние слои состоят большей частью из продолговатых клеток, плотно прилегающих друг к другу,— это столбчатая паренхима. Нижние слои рыхлые, между клетками расположены межклетники — пространства, заполненные воздухом; это губчатая паренхима. Паренхима пронизана ветвящимися жилками, которые построены из пучков механической (разнообразные волокна) и проводящей (ситовидные трубки и водоносные сосуды) тканей.

Это краткое и схематичное изложение плана строения стебля, листа показывает, насколько разнообразны по величине, форме, строению, функции клетки одного и того же растения. Если взять разные растения, то можно встретиться с еще бо́льшим многообразием клеток. Однако, как правило, клетки одноименных тканей даже весьма далеких друг от друга растений сходны, поскольку эти клетки выполняют аналогичные функции. Клетки эпидермиса листа березы и, например, одуванчика более похожи друг на друга, чем эпидермальная клетка одуванчика и его же ситовидная клетка. Отличительные черты клетки связаны в первую очередь с ее специальной функцией. Клетки,

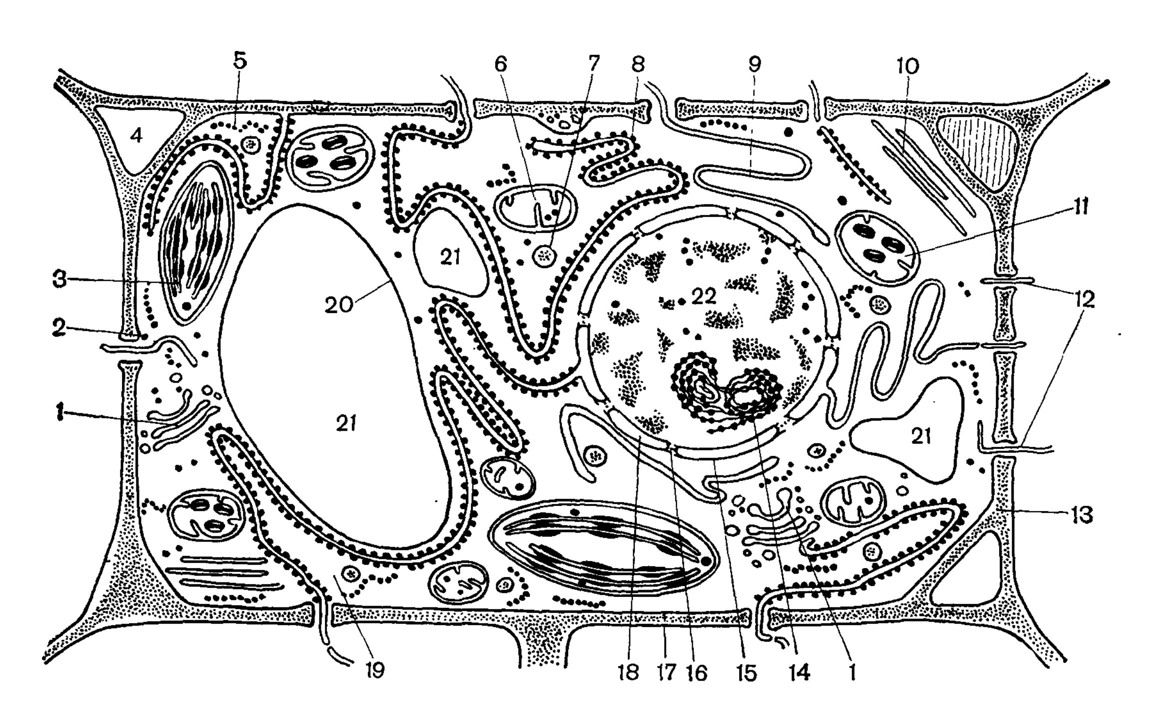


Рис. 28. Современная (обобщенная) схема строения растительной клетки, составленная по данным электронно-микроскопического исследования разных растительных клеток:

1 — аппарат Гольджи; *2* — свободно расположенные рибосомы; *3* — хлоропласты; *4* — межклеточные пространства; *5* — полирибосомы (несколько связанных между собой рибосом); *6* — митохондрии; *7* — лизосомы; *8* — гранулированная эндоплазматическая сеть; *9* — гладкая эндоплазматическая сеть; *10* — микротрубочки; *11* — пластиды; *12* — плазмодесмы, проходящие сквозь оболочку; *13* — клеточная оболочка; *14* — ядрышко; *15*, *18* — ядерная оболочка; *16* — поры в ядерной оболочке; *17* — плазмалемма; *19* — гиалоплазма; *20* — тонопласт; *21* — вакуоли; *22* — ядро.

специализированные в механической функции, имеют утолщенные и нередко одревесневшие оболочки. Специализация в фотосинтезе ведет к появлению в клетках хлоропластов. Специализация в проводящей функции связана с удлинением клеток, с утратой протопласта, с изменениями в оболочках клеток на стыках, благодаря которым полости смежных клеток сообщаются. Для клеток, специализированных в защитной функции, характерны многообразные изменения внешних стенок, наличие волосков, способность вырабатывать защитные вещества.

Специализация в функции запасания питательных веществ может привести к увеличению размеров клеток, к появлению в них очень крупных вакуолей. В клетках меристематических, усиленно делящихся, особенно развиты те внутриклеточные структуры, которые обеспечивают синтез веществ — составных частей клетки.

В зависимости от характера специализации одни черты строения и работы клетки развиты очень сильно, другие, напротив, мало развиты или вовсе отсутствуют. Как мы видели, некоторые клетки, став специализированными, умирают и именно в мертвом состоянии начинают выполнять свою специальную функцию в многоклеточном организме (клетки пробки, древесинные волокна, сосуды).

Очень разнообразны и своеобразны клетки многоклеточных нитчатых водорослей и одноклеточных растений (рис. 26 и 27). Клетка любого из последних к тому же сильно отличается от клеток многоклеточных растений. Ей одной приходится выполнять несколько функций, которые у многоклеточных растений поделены между клетками разных тканей.

В то же время даже очень отличающиеся между собой клетки обладают глубоким сходством в строении и функциях. Для многоклеточных это связано, во-первых, с тем, что все клетки организма (если исключить вегетативное размножение, при котором от материнского растения сразу отделяется в качестве новой особи или ее зачатка целый многоклеточный комплекс) являются потомками одной и той же клетки-родоначальницы. Поэтому, каким бы образом ни были специализированы клетки, они имеют общий исток, а потому являются родственницами.

Во-вторых, общие черты в строении клеток растений разных видов связаны с тем, что все растения состоят в той или иной степени родства. Все растения развились путем эволюции от одноклеточных общих предков. Общие черты унаследованы клетками современных растений

от древних прародительских клеток. С этим связано также наличие общих черт строения и работы растительных и животных клеток.

В-третьих, сходство связано с тем, что все живые клетки, какую бы специальную функцию они ни несли в организме, прежде всего должны обеспечивать собственную жизнь. Клетки поглощают питательные вещества, перерабатывают их, добывая энергию и строя собственное тело, дышат, освобождаются от ненужных веществ, борются с различными повреждениями, реагируют на изменения внешних условий, перестраивая свою жизнедеятельность, растут. Все эти процессы у разных клеток осуществляются сходно и с помощью однотипных структур, общих по плану строения не только для разных растительных клеток, но и для клеток растений и животных. Надо сказать, что выполнение любой специальной функции клетки основывается на ее общих свойствах. Та или иная черта, способность, присущая всем клеткам, у специализированной клетки развивается особенно сильно и обеспечивает выполнение клеткой ее основной, специальной функции. Те общие черты, без которых невозможно выполнение этой специальной функции, в клетке сохраняются, а остальные могут утратиться. Мертвые специализированные клетки — крайний, предельный случай этого. Специальная функция таких клеток связана с их оболочкой; протопласт нужен лишь до тех пор, пока он создает оболочку; после этого он отмирает, и вся клетка состоит только из неживой оболочки, которая и работает на нужды растения.

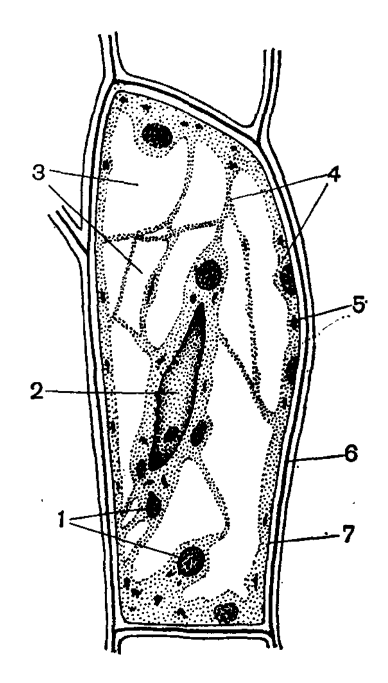


Рис. 29. Клетки из черешка листа сахарной свеклы:

1 — хлоропласты; *2* — ядро с ядрышком; *3* — вакуоли; *4* — цитоплазма; *5* — митохондрии; *6* — клеточная оболочка; *7* — тонопласт.

Рассматривая общие черты строения и жизнедеятельности растительных клеток, удобно говорить о некоей типовой клетке, вобравшей в себя общие черты разных специализированных клеток. Такую клетку, хотя она и не существует в «чистом виде», можно даже изобразить (табл. 7, рис. 28). Из реальных клеток более других похожи на такую «типовую» клетки паренхимы листа (табл. 8, рис. 29).

Перейдем к описанию строения и работы растительной клетки.

Снаружи растительная клетка покрыта оболочкой, неодинаковой по толщине и строению у разных клеток. Образующие ее вещества вырабатываются в цитоплазме и откладываются снаружи от нее, постепенно создавая оболочку. Этими веществами прежде всего являются крупномолекулярные полисахариды — пектин, гемицеллюлоза и в небольших количествах целлюлоза. Они образуют так называемую первичную оболочку. Она довольно эластична, по мере роста клетки растягивается и тоже растет, а потому не препятствует росту клетки. Однако она создает определенную прочность клетки и способна защитить ее от механических повреждений. Есть клетки, которые лишены такой первичной оболочки,— это некоторые клетки, служащие для бесполого и полового размножения (зооспоры и гаметы водорослей и низших грибов, мужские гаметы высших растений). У многих клеток имеется не только первичная, но еще и вторичная оболочка. Она образуется под первичной и построена главным образом из целлюлозы. Целлюлоза — это полисахарид, молекулы которого образуют тончайшие нити — микрофибриллы. В оболочке нити целлюлозы погружены в аморфное вещество, состоящее из пектиновых соединений. У одних клеток эти микрофибриллы целлюлозы расположены поперек длины клетки, кольцами; благодаря этому такие клетки могут растягиваться в длину, но не в ширину (например, клетки сосудов стебля). У других нити лежат продольно; клетки с такой оболочкой эластичны при растягивании поперек, но очень жестки на продольное растяжение. У третьих они расположены наискось, образуя спираль (эпидермальные волоски семян хлопчатника, лубяные волокна). Все это напоминает железобетонные конструкции, причем нити целлюлозы играют здесь роль железных прутьев, а пектиновые вещества — роль цемента. Клетки, имеющие вторичную оболочку, весьма прочны. Они образуют механические, опорные ткани растения. Иногда вторичная оболочка играет и роль склада питательных продуктов:

образующие ее вещества могут превращаться в другие, более простые, которые расходуются как питание.

В оболочке имеются неутолщенные места — поры (в первичной оболочке они называются поровыми полями), через которые осуществляется связь между соседними клетками. Сквозь поровые поля и поры проходят тонкие тяжи цитоплазмы. Это плазмодесмы, которые связывают цитоплазму соседних клеток (табл. 9). По ним осуществляется обмен веществами между соседними клетками. Плазмодесмы наряду с элементами проводящей ткани соединяют клетки и ткани организма в единое целое.

Обмен веществами и распространение возбуждения позволяют клеткам влиять на развитие и работу друг друга, и каждая ткань влияет на жизнедеятельность всех других тканей. Этим создается координация работы всех частей единого организма — целого растения.

Во многих клетках клеточная оболочка с возрастом пропитывается веществами, еще более укрепляющими ее. Накопление в ней лигнина ведет к одревеснению оболочки. Одревесневают стенки клеток древесины и, часто, лубяных волокон, оболочки клеток кожуры семян, иногда околоплодника (рис. 30) и даже лепестков. Клетки с одревесневшими стенками не только прочнее, но и менее проницаемы для микробов, для воды. Оболочки некоторых других клеток — покровных тканей, а также на поверхностях поранений — опробковевают, пропитываясь суберином. Содержимое клеток после этого отмирает, так как суберин непроницаем для воды и газов, но ткань из таких мертвых клеток защищает внутренние живые части растения от вредных внешних воздействий. Как уже говорилось, наружные оболочки клеток эпидермиса обычно пропитываются или покрываются кутином и воском, и это сохраняет клетки от излишнего испарения воды, от проникновения инфекции. Оболочка может пропитываться и минеральными веществами, преимущественно солями кальция.

Бывают, однако, в жизни клеток и такие моменты, когда их оболочка должна стать менее прочной, чем была до этого. Это происходит, например, при прорастании семян.

Полисахаридная клеточная оболочка — характерная черта строения растительной клетки, отличающая ее от животной клетки.

Оболочка, или клеточная стенка, — это защитное образование. Под оболочкой находится цитоплазма. Самый наружный ее слой, примыкающий к оболочке,— поверхностная клеточная мембрана — плазмалемма. Она представляет собой комбинацию слоев жироподобных и белковых молекул. Такие мембраны называются липопротеиновыми («липос» — жир, «протеин» — белок). Мембрана подобной конструкции отграничивает цитоплазму от вакуолей, эта мембрана называется тонопластом. Многие органоиды клетки построены из липопротеиновых мембран. Однако в каждом случае мембрана построена из жироподобных веществ (липидов) и белков, присущих именно данной мембране. Качественное разнообразие липидов и особенно белков колоссально, отсюда огромное разнообразие мембран, отличающихся по свойствам, и в пределах одной клетки, и в разных клетках.

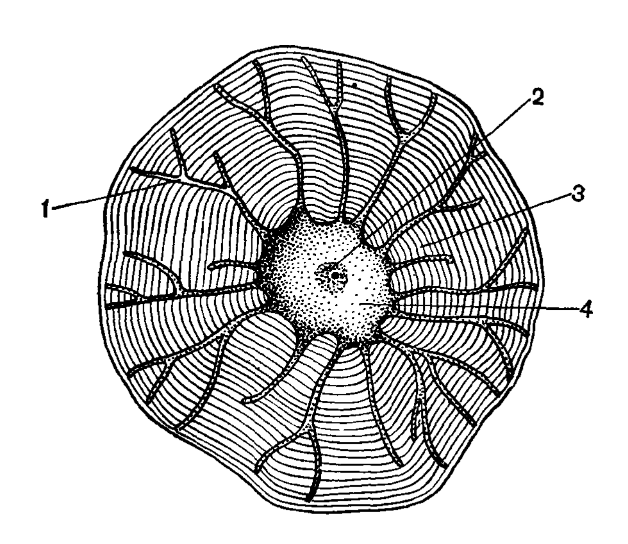


Рис. 30. Живая клетка из скорлупы кокосового ореха с ветвистыми каналами и очень толстой одревесневшей оболочкой:

1 — поровые каналы, заполненные цитоплазмой; *2* — ядро; *3* — слоистая оболочка клетки; *4* — цитоплазма.

Плазмалемма регулирует вход веществ в клетку и выход их из нее, обеспечивает избирательное проникновение веществ в клетку и из клетки. Скорость проникновения сквозь мембрану разных веществ различна. Хорошо проникают через нее вода и газообразные вещества. Легко проникают также жирорастворимые вещества,— вероятно, благодаря тому, что она имеет липидный слой. Предполагается, что липидный слой мембраны пронизан порами. Это позволяет проникать сквозь мембрану веществам, нерастворимым в жирах. Поры несут электрический заряд, поэтому проникновение через них ионов не вполне свободно. При некоторых условиях заряд пор меняется, и этим регулируется проницаемость мембран для ионов. Однако мембрана неодинаково проницаема и для разных ионов с одинаковым зарядом, и для разных незаряженных молекул близких размеров. В этом проявляется важнейшее свойство мембраны — избирательность ее проницаемости: для одних молекул и ионов она проницаема лучше, для других хуже.

Вещество движется в клетку, диффундируя в нее, если его концентрация снаружи больше, чем концентрация внутри. В противном случае оно должно диффундировать из клетки. Но, проникнув в клетку, молекулы данного вещества могут тут же вовлечься в обмен веществ и подвергнуться превращению в другие вещества. Тогда концентрация этого вещества внутри клетки снова падает, и новая порция его молекул диффундирует внутрь клетки. В результате в клетки, активно расходующие то или иное вещество, последнее усиленно поступает из окружающих клеток.

Другой механизм усиленного поглощения вещества клеткой состоит в его связывании белками или другими веществами. Связываясь, вещество уходит из внутриклеточного раствора и не препятствует дальнейшей диффузии этого же вещества. Оно продолжает поступать в клетку и скапливается в ней в связанной форме. Так, в клетках некоторых морских водорослей йод накапливается в концентрациях, в миллион раз превышающих его концентрацию в морской воде.

Во всех этих случаях речь идет о движении веществ путем диффузии. Однако клеточные мембраны располагают и механизмами перемещения веществ через себя от меньшей их концентрации к большей. Среди белков мембраны имеются белковые вещества, работа которых состоит в перемещении различных веществ с одной стороны мембраны на другую. Они называются транспортными ферментами. Вероятно, такой транспортный фермент образует с переносимым веществом промежуточное соединение; последнее проходит сквозь мембрану, расщепляется затем на исходные части, после чего фермент возвращается назад, а перенесенное вещество остается по другую сторону мембраны. Детали этого процесса неизвестны, но сам факт такого активного транспорта веществ несомненен. В отличие от диффузного, пассивного, ферментативный транспорт нуждается в затрате энергии. Вероятно, именно благодаря такому активному транспорту ионов клетки эпидермиса корней способны всасывать из почвы нужные растению неорганические вещества и затем передавать их по растению от клетки к клетке.

При химических или физических изменениях во внешней и внутренней среде клеточные мембраны изменяют свою проницаемость, а также степень и сам характер ее избирательности. На этом основываются механизмы регуляции движения веществ в клетку и из клетки. Изменение проницаемости мембран для питательных веществ отражается на интенсивности обменных процессов в клетке, на характере протекающих в ней синтезов, на всей ее жизнедеятельности. В изменении проницаемости мембран для ионов натрия и калия состоит механизм распространения клеточного возбуждения — возникновения и перемещения биотока. К поверхности мембраны присоединено большое количество катионов, главным образом ионов калия. Поэтому она несет снаружи положительный заряд. Под влиянием раздражителей ионы калия отщепляются от участка, подвергшегося воздействию, заряд участка падает и он становится электроотрицательным по отношению к соседним участкам мембраны. Эта электроотрицательность является, в свою очередь, раздражителем для соседних участков, тем же путем снимая их заряд, деполяризуя их. Волна электроотрицательности распространяется по мембране — это и есть биоток. Затем ионы калия снова садятся на мембрану, придавая ей исходный заряд,— за волной деполяризации следует волна восстановления. Поверхности плазмодесм, проходящих сквозь клеточные стенки и соединяющих цитоплазму соседних клеток, тоже образованы такими мембранами. Биоток движется и по ним, распространяясь от клетки к клетке. Биотоки растительной клетки пока еще мало изучены. Однако ясно, что они являются способом сигнализации, используемым в растительной клетке для пуска в ход одних химических реакций и торможения других. Дело в том, что все химические процессы, протекающие в клетке и составляющие сущность ее жизнедеятельности, идут с участием биологических катализаторов — ферментов. Каждая реакция возможна лишь тогда, когда фермент, пускающий ее в ход, активен. Большинство ферментов становятся активными под действием тех или иных неорганических катионов: $K^{\cdot}$, $Na^{\cdot}$, $Ca^{\cdot\cdot}$, $Mg^{\cdot\cdot}$, $Mn^{\cdot\cdot}$. Биоток, меняя проницаемость мембран для заряженных веществ, создает условия для их проникновения сквозь мембраны и контакта с ферментами. Тем самым биоток включает в действие те или иные ферменты и этим регулирует, направляет обмен веществ в клетке. Регуляция обмена веществ биотоками — это лишь один из многих способов регуляции внутриклеточного метаболизма.

Сказанное о проницаемости поверхностной мембраны клетки — плазмалемме — относится и к другим внутриклеточным мембранам, в том числе к тем, из которых построены многие органоиды клетки.

Цитоплазма, когда-то считавшаяся однородным коллоидным раствором белковых веществ, на самом деле сложно структурирована. По мере развития микроскопической техники исследования выяснялись все более тонкие детали строения цитоплазмы. В цитоплазме были открыты различные органоиды (органеллы) —

структуры, каждая из которых выполняет определенные физиологические и биохимические функции. Важнейшими органоидами цитоплазмы являются митохондрии, эндоплазматический ретикулум (эндоплазматическая сеть), аппарат Гольджи, рибосомы, пластиды, лизосомы. У подвижных клеток (зооспоры и гаметы водорослей, сперматозоиды хвощей, папоротников, саговников, некоторые одноклеточные и колониальные водоросли) имеются органоиды движения — жгутики.

Особенно много новых фактов о тонком строении цитоплазмы принесло и приносит использование электронного микроскопа, позволяющего исследовать детали строения самих органоидов. Современные биофизические и биохимические методы позволяют выделять в чистом виде те или иные органоиды цитоплазмы и затем изучать их химический состав и их функции. Вне клетки, в средах сложного состава, многие органоиды способны выполнять ту работу, которую они производят, когда находятся в клетке.

Часть цитоплазмы, в которую погружены органоиды и которая пока что представляется бесструктурной, называется основным веществом цитоплазмы или гиалоплазмой. Гиалоплазма — это отнюдь не пассивный наполнитель, а активно работающая часть цитоплазмы. В ней протекает ряд жизненно необходимых химических процессов, в ее состав входят многие белки-ферменты, при помощи которых эти процессы осуществляются.

Жизнь клетки состоит в непрерывной химической работе, которая в своей совокупности называется обменом веществ. По существу, клетка представляет собой химический завод, вырабатывающий большой ассортимент продукции и самостоятельно добывающий энергию, необходимую для ее производства. Ее продукцией являются вещества, которые необходимы и ей самой для поддержания ее собственной жизни (для построения своего тела при росте и развитии, для замены своих сносившихся частей), и для создания дочерних клеток при размножении, и для нужд других клеток организма.

Все химические реакции, протекающие в клетке, можно разделить на две группы. В результате одних те или иные вещества распадаются на более мелкомолекулярные. В результате других из мелкомолекулярных веществ синтезируются вещества с более крупными молекулами. Молекула любого вещества состоит из атомов, которые удерживаются между собой химическими связями, т. е. тем или иным количеством сконцентрированной потенциальной химической энергии. Когда молекула дробится, связи рвутся и их химическая энергия освобождается. Для синтеза, т. е. для образования более крупной молекулы из мелких, нужно создать новые химические связи. В них необходимо вложить некоторую порцию энергии. Напротив, реакции распада в конечном итоге идут с освобождением энергии, так как при них связи между атомами рвутся. Биологический смысл реакций распада, идущих в клетке, состоит в том, что при них освобождается химическая энергия, используемая затем клеткой для реакций синтеза и для производства иных видов работы (электрической, механической, работы по транспорту веществ). Так как клетка всю свою жизнь синтезирует различные вещества, то ей приходится непрерывно расщеплять другие вещества. Освобождающаяся энергия используется для синтезов не сразу. Сначала она запасается путем образования специальных веществ — аккумуляторов химической энергии — аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и родственных ей соединений. В нужный момент и в соответствующей точке клетки АТФ расщепляется и отдает энергию для синтеза необходимого клетке вещества.

Все химические реакции, протекающие в клетке, — и синтеза и распада — осуществляются с помощью ферментов. Ферменты — белковые вещества, ускоряющие течение реакций. Ускорение это настолько велико, что без ферментов подобные реакции вообще были бы невозможны в клетке. Известны случаи, когда благодаря ферменту реакция ускоряется в 10^{11} раз. Это значит, что реакция, заканчивающаяся с участием фермента в течение 0,01 *сек*, без него протекала бы 31 год. Понятно, что такие реакции без фермента были бы просто нереальными.

Кроме того, благодаря ферментам течение химических реакций в клетке управляемо, регулируемо. Активность ферментов в клетке меняется в соответствии с ее потребностью в определенном веществе или в энергии, т. е. в конечном результате работы этих самых ферментов. Когда появляется потребность в каком-то веществе, включаются в действие или заново синтезируются те ферменты, благодаря которым оно образуется. Образование веществ, освобождение и запасание энергии — это итог последовательных реакций, результат работы целой цепи ферментов. Все структуры живых частей клетки построены именно из ферментов и из веществ, скрепляющих эти ферменты. При этом ферменты, участвующие в смежных, последовательно протекающих реакциях, и расположены рядом. Они передают молекулы превращаемых ими веществ друг другу, как по конвейеру, причем каждый из них совершает над молекулой свою рабочую операцию.

В гиалоплазме содержатся ферменты, расщепляющие молекулы глюкозы на более про-

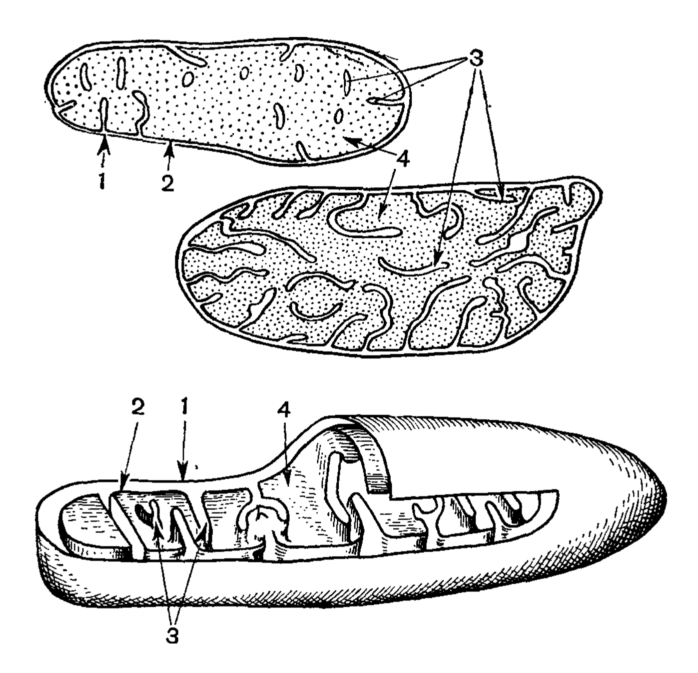


Рис. 31. Строение митохондрии.

В в е р х у и в с е р е д и н е — вид продольного среза через митохондрию (в в е р х у — митохондрия из эмбриональной клетки кончика корня; в с е р е д и н е — из клетки взрослого листа элодеи). В н и з у — трехмерная схема, на которой часть митохондрии срезана, что позволяет видеть ее внутреннее строение. *1* — наружная мембрана; *2* — внутренняя мембрана; *3* — кристы; *4* — матрикс.

стые молекулы пировиноградной кислоты. Освобождающаяся при этом энергия запасается путем образования молекул АТФ. Тот же процесс протекает и в клеточном ядре. Однако основная масса энергии добывается в особых органоидах цитоплазмы — митохондриях, так как там происходит более глубокое расщепление веществ.

М и т о х о н д р и и — мелкие тельца округлой или продолговатой формы, размером 0,5—1,5 *мк*, т. е. величиной с бактерию. Число их в клетке обычно велико, порядка 100—3000. Бывают, однако, клетки и с малым количеством митохондрий. Так, в спермии морской водоросли фукуса содержится всего 4 митохондрии, а в одноклеточной водоросли микромонас — одна. Митохондрии видны под световым микроскопом, однако их тонкое строение можно изучать лишь с помощью электронного микроскопа (табл. 10, схема строения — рис. 31). Митохондрии — это образования, построенные из липопротеиновых мембран, погруженных в основное вещество — матрикс. Оболочка митохондрии образована двумя мембранами, между которыми имеется промежуток.

Внутренняя из мембран оболочки дает многочисленные впячивания внутрь, это к р и с т ы. Между ними находится м а т р и к с. И внутренняя мембрана оболочки митохондрии, и образуемые ею кристы построены из упорядоченно расположенных ферментов. Благодаря складкам — кристам рабочая поверхность мембран внутри митохондрий очень велика. Ряд ферментов находится в матриксе митохондрии, т. е. между кристами.

Совокупность этих ферментов осуществляет внутриклеточное дыхание и запасание освобождающейся при дыхании энергии в форме АТФ. Работа митохондрий тесно связана с процессами, идущими в гиалоплазме, где протекают первые этапы расщепления глюкозы и других веществ до пировиноградной кислоты. В митохондриях же протекает дальнейшее ее расщепление. Пировиноградная кислота проникает в митохондрии и здесь ступенчато, шаг за шагом, окисляется до углекислого газа и воды, причем одновременно потребляется кислород. Это и есть внутриклеточное дыхание, при котором клетка, расщепляя и окисляя вещества, добывает очень много энергии, которую она потом может использовать для самых разных своих нужд.

Первый этап расщепления молекулы глюкозы, во время которого она дробится пополам и который протекает в гиалоплазме, дает клетке всего лишь две молекулы АТФ.

В результате второго этапа, приводящего к полному «сгоранию» глюкозы, образуется еще 36 молекул АТФ. Поэтому митохондрии по своей функции — это силовые станции клетки, машины для добывания основного количества энергии. Само расщепление продуктов распада глюкозы происходит в матриксе митохондрии, АТФ же образуется благодаря реакциям, разыгрывающимся на внутренних ее мембранах, в состав которых входят дыхательные ферменты и ферменты, обеспечивающие образование АТФ. Количество крист в митохондриях может быть различным. Чем их больше, тем выше биохимическая активность митохондрий.

Мы говорим здесь о глюкозе как о веществе, расщепляя которое клетка добывает энергию. Глюкоза является центральным, но не единственным из таких веществ. Молекула ее имеет остов из шести атомов углерода, соединенных между собой. В результате длинной и сложной цепи реакций ее молекула дробится, окисляется и, в конце концов, расщепляется на шесть молекул неорганического вещества — углекислого газа (CO_2), каждая молекула которого содержит лишь один атом углерода, причем он предельно окислен. Сложив все последовательные реакции окисления глюкозы и исключив при этом все промежуточные продукты, можно получить суммарную реакцию этого процесса:

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{кислород}}{6O_2} \rightarrow \underset{\text{углекислый газ}}{6CO_2} + \underset{\text{вода}}{6H_2O} + \text{энергия.}$$

Крахмал легко превращается в глюкозу, после чего она подвергается вышеописанному расщеплению. Белки и жиры дают различные органические кислоты, которые превращаются в промежуточные продукты распада глюкозы и далее окисляются таким же образом, как последняя, и с помощью тех же ферментов.

Полное биологическое окисление органического вещества подобно его сгоранию. В обоих случаях результатом являются углекислый газ, вода и выделяющаяся энергия. Однако при горении эта энергия выделяется в виде тепла, причем сразу полностью; при биологическом окислении энергия химических связей освобождается порциями, и основная ее часть связывается, переходя в энергию фосфатной химической связи АТФ. В итоге клетка получает концентрат энергии в такой форме, которая затем в нужный момент и в соответствующей точке может использоваться для создания новых химических связей, для синтеза новых веществ, а также для производства других видов работы — электрической, механической, а также работы по транспорту веществ из среды в клетку, из клетки в среду и от клетки к клетке.

Чем активнее жизнедеятельность клетки, тем больше у нее потребность в энергии и тем больше в ней митохондрий. Они и в пределах одной и той же клетки могут быть распределены неравномерно: их больше в той части клетки, которая в данный момент работает активнее.

Митохондрии способны синтезировать часть тех веществ, из которых состоят они сами. Благодаря этому митохондрии могут размножаться.

Эндоплазматический ретикулум — органоид цитоплазмы, в котором происходит синтез очень многих веществ (табл. 10).

Эндоплазматический ретикулум представляет собой систему каналов, которые пронизывают цитоплазму и которые в одних участках сужаются, в других расширяются, образуя то цистерны, то плоские мешки, то ветвящиеся трубки. Стенки всех этих образований построены из мембран, включающих в свой состав ферменты.

Как и в других мембранных образованиях клетки, ферменты в ретикулуме расположены упорядоченно. При этом соседние ферменты осуществляют последовательно протекающие реакции (рабочие операции), а группа их — всю цепь реакций, ведущих к созданию того или иного вещества.

Различают агранулярный (гладкий) и гранулярный эндоплазматический ретикулум. На наружной поверхности каналов гранулярного ретикулума располагаются многочисленные мелкие органоиды — рибосомы, функцией которых является синтез белковых молекул. Агранулярный эндоплазматический ретикулум, который в растительной клетке количественно преобладает над гранулярным, не несет рибосом.

Эндоплазматический ретикулум, кроме того, что он является конвейером для многих видов ферментативного превращения веществ, главным образом для их синтеза, представляет собой и систему магистралей, по которым вещества перемещаются по клетке. Начинается ретикулум от наружной мембраны оболочки ядра и, ветвясь, подходит к различным органоидам цитоплазмы, а также к плазмалемме. Тем самым он связывает между собой все части клетки. Кроме того, каналы эндоплазматического ретикулума проходят через плазмодесмы, соединяя ретикулум соседних клеток.

Далее, мембраны эндоплазматического ретикулума расчленяют цитоплазму на многочисленные отсеки, благодаря чему клетку нельзя представить как однородный массив, в котором перемешаны самые различные вещества. Условия в одном отсеке могут быть совершенно иными, чем в любом другом; процессы, в нем протекающие, могут идти только в нем, тогда как в каждом другом происходят иные процессы.

Наконец, мембраны эндоплазматического ретикулума — это те поверхности, по которым распространяются биотоки, являющиеся сигналами, меняющими избирательную проницаемость мембран и тем самым активность ферментов. Благодаря этому одни химические реакции пускаются в ход, другие тормозятся — обмен веществ подчиняется регуляции и протекает координированно.

Многие из веществ, синтезированных в клетке, должны быть сконцентрированы и выделены из клетки либо в наружную среду, либо во внутриклеточную вакуоль. Кроме того, клетка концентрирует и вещества, поступающие в нее из других клеток, например если она откладывает их про запас. Эту работу выполняют диктиосомы. Обычно в растительной клетке имеется несколько диктиосом, и вся их совокупность называется аппаратом (или комплексом) Гольджи данной клетки. Каждая диктиосома представляет собой систему мембран, сложенных стопкой (табл. 10 — срез, рис. 32 — объемная схема). Полости между мембранами, образующими этот органоид, имеют вид то узких щелей, то плоских мешочков — цистерн, то пузырьков. Форма их меняется в ходе работы органоида и, по-видимому, зависит от степени наполнения межмембранных пространств выделяемыми и накапливаемыми веществами. Сформировавшиеся и разросшиеся пузырьки отделяются от органоида. По-видимому, многие клеточные вакуоли, окруженные мембранами — тонопластом, являются продуктом дея-

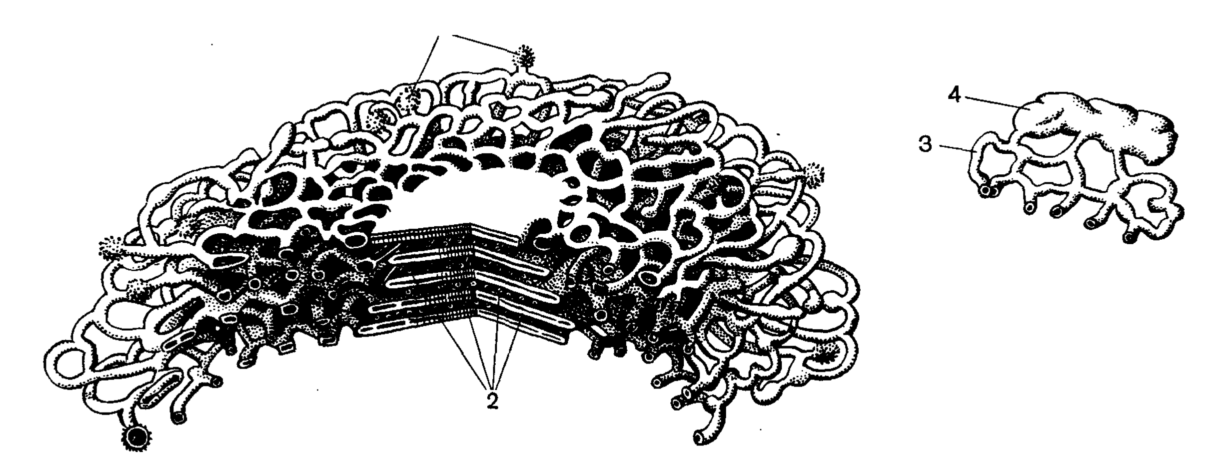


Рис. 32. Трехмерное схематическое изображение строения части диктиосомы из растительной клетки.

Слева показана часть пяти смежных цистерн. Справа в более увеличенном виде представлено образование секретируемого аппаратом Гольджи пузырька, еще прикрепленного к каналам — разветвлениям цистерн. *1* — пузырьки; *2* — цистерны; *3* — каналы; *4* — развивающиеся пузырьки.

тельности аппарата Гольджи; это оторвавшиеся от него и затем увеличившиеся пузырьки.

Аппарат Гольджи особенно развит в выделительных (секреторных) клетках, в которых откладываются или из которых выводятся различные вещества. Он синтезирует и выделяет вещества, образующие клеточную оболочку.

Лизосомы — довольно мелкие (около 0,5 *мк* в диаметре) округлые тельца — еще один органоид цитоплазмы. Они покрыты оболочкой — липопротеиновой мембраной. Содержимое лизосом — ферменты, переваривающие белки, углеводы, нуклеиновые кислоты и липиды. Оболочка лизосомы препятствует выходу ферментов из органоида в гиалоплазму, в противном случае последняя переваривалась бы этими ферментами.

Можно думать, что лизосомы являются продуктами деятельности аппарата Гольджи, оторвавшимися от него пузырьками, в которых этот органоид аккумулировал переваривающие ферменты.

Те части клетки, которые отмирают в процессе ее развития, разрушаются с помощью ферментов лизосом. В умершей клетке лизосомы разрушаются, ферменты оказываются в цитоплазме, и вся клетка, за исключением оболочки, подвергается перевариванию.

Рибосомы — очень мелкие органоиды, диаметр их около 250Å. По форме они почти шаровидны. Часть их прикреплена к наружным (гиалоплазматическим) поверхностям мембран, образующих каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума; часть же находится в свободном состоянии в гиалоплазме. В клетке может содержаться до 5 млн. рибосом. Они представляют собой аппараты для синтеза белка. Поэтому особенно много их в клетках, активно образующих белок,— в растущих клетках, в клетках, секретирующих белковые вещества. Рибосомы имеются также в митохондриях и хлоропластах, где они синтезируют часть белков, из которых построены эти органоиды.

Во многих клетках обнаружены органоиды, названные микротрубочками. Само их название говорит об их форме—это трубочки с каналом внутри. Внешний их диаметр порядка 250Å. Иногда это двойные трубочки — две одиночные, лежащие бок о бок друг с другом и имеющие общую стенку, которая разделяет их полости. Стенки микротрубочек построены из белковых молекул. Считают, что микротрубочки связаны с сократительной (двигательной) активностью цитоплазмы и ее образований. Из них, как из строительных деталей, построены, по-видимому, сократительные структуры жгутика — органоида, при помощи которого перемещаются некоторые одноклеточные и колониальные водоросли, а также клетки, служащие для размножения многих низших растений. Из микротрубочек во время деления клетки образуются нити веретена, о котором речь будет идти дальше. В период деления микротрубочки собираются в группы и образуют эти нити. По окончании деления нити вновь распадаются на отдельные микротрубочки. В клетках или их частях, которые лишены плотной оболочки,

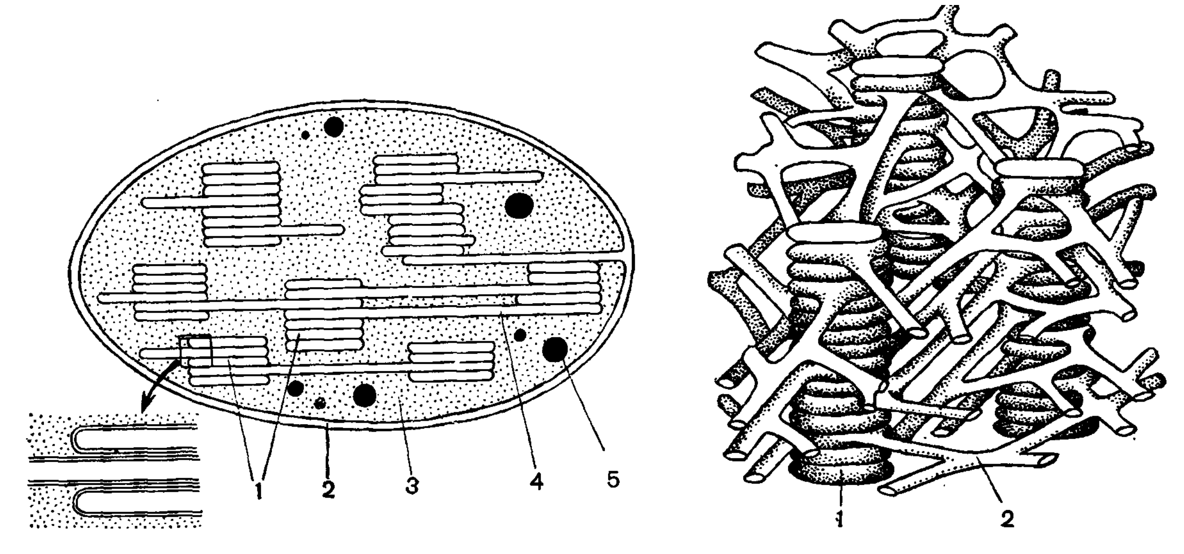


Рис. 33. Строение хлоропласта.

Слева — продольный разрез через хлоропласт. Участок внизу показан в увеличенном виде: *1* — граны, образованные ламеллами, сложенными стопками; *2* — оболочка; *3* — строма (матрикс); *4* — ламеллы; *5* — капли жира, образовавшегося в хлоропласте. Справа — трехмерная схема расположения и взаимосвязи ламелл и гран внутри хлоропласта: *1* — граны; *2* — ламеллы.

микротрубочки, возможно, выполняют опорную функцию, составляя внутренний скелет клетки.

Пластиды — органоиды, присущие только растительным клеткам. Обычно это крупные тельца, хорошо видимые под световым микроскопом.

Различают 3 типа пластид: бесцветные — лейкопласты, зеленые — хлоропласты, окрашенные в другие цвета — хромопласты. Пластиды каждого типа имеют свое строение и несут свои, им присущие функции. Однако возможны переходы пластид из одного типа в другой. Так, позеленение клубней картофеля вызывается перестройкой их лейкопластов в хлоропласты. В корнеплоде моркови лейкопласты переходят в хромопласты. Пластиды всех трех типов образуются из пропластид.

Пропластиды — бесцветные тельца, похожие на митохондрии, но несколько крупнее их. В больших количествах они встречаются в меристематических клетках. Лейкопласты находятся в клетках неокрашенных частей растений (плодов, семян, корней, эпидермиса листьев). Форма их неопределенна. Чаще всего встречаются лейкопласты, в которых откладывается крахмал (он образуется из сахаров). Есть лейкопласты, запасающие белки. Наименее распространены лейкопласты, заполненные жиром; они образуются при старении хлоропластов. Существенных различий между лейкопластами и пропластидами нет.

Хлоропласты — пластиды высших растений, в которых идет процесс фотосинтеза, т. е. использование энергии световых лучей для образования из неорганических веществ (углекислого газа и воды) органических веществ с одновременным выделением в атмосферу кислорода. Хлоропласты имеют форму двояковыпуклой линзы, размер их около 4—6 *мк*. Находятся они в паренхимных клетках листьев и других зеленых частей высших растений. Число их в клетке варьирует в пределах 25—50.

О строении хлоропласта дают представление таблицы 11 и 12 (вид на срезе) и схемы на рисунке 33. Снаружи хлоропласт покрыт оболочкой, состоящей из двух липопротеиновых мембран. Под ней, в основном веществе (строме), упорядоченно расположены многочисленные образования — ламеллы. Они образуют плоские мешочки, которые лежат друг на друге правильными стопками. Эти стопки, напоминающие монеты, сложенные столбиком, называются гранами. Сквозь них проходят более длинные ламеллы, так что все граны хлоропласта связаны в единую систему. В состав мембран, образующих граны, входит зеленый пигмент — хлорофилл. Именно здесь происходят световые реакции фотосинтеза — поглощение хлорофиллом световых лучей и превращение энергии света в энергию возбужденных электронов. Электроны, возбужденные светом, т. е. обладающие избыточной энергией, отдают свою энергию на разложение воды и синтез АТФ. При разложении воды образуются кислород и водород. Кислород выделяется в атмосферу, а водород связывается белком ферредоксином.

Ферредоксин затем вновь окисляется, отдавая этот водород веществу-восстановителю, сокращенно обозначаемому НАДФ. НАДФ переходит в восстановленную форму — НАДФ-H_2. Таким образом, итогом световых реакций фотосинтеза является образование АТФ, НАДФ-H_2 и кислорода, причем потребляются вода и энергия света.

В АТФ аккумулируется много энергии — она затем используется для синтезов, а также для других нужд клетки. НАДФ-H_2 — аккумулятор водорода, причем легко его затем отдающий. Следовательно, НАДФ-H_2 является химическим восстановителем. Большое число биосинтезов связано именно с восстановлением, и в качестве поставщика водорода в этих реакциях выступает НАДФ-H_2.

Далее, с помощью ферментов стромы хлоропластов, т. е. вне гран, протекают темновые реакции: водород и энергия, заключенная в АТФ, используются для восстановления атмосферного углекислого газа (CO_2) и включения его при этом в состав органических веществ. Первое органическое вещество, образующееся в результате фотосинтеза, подвергается большому числу перестроек и дает начало всему многообразию органических веществ, синтезирующихся в растении и составляющих его тело. Ряд из этих превращений происходит тут же, в строме хлоропласта, где имеются ферменты для образования сахаров, жиров, а также все необходимое для синтеза белка. Сахара могут затем либо перейти из хлоропласта в другие структуры клетки, а оттуда в другие клетки растения, либо образовать крахмал, зерна которого часто можно видеть в хлоропластах. Жиры тоже откладываются в хлоропластах или в виде капель, или в форме более простых веществ, предшественников жиров, выходят из хлоропласта.

Усложнение веществ сопряжено с созданием новых химических связей и обычно требует затрат энергии. Источник ее — все тот же фотосинтез. Дело в том, что значительная доля веществ, образующихся в результате фотосинтеза, вновь распадается в гиалоплазме и митохондриях (в случае полного сгорания — до веществ, которые служат исходным материалом для фотосинтеза,— CO_2 и H_2O). В результате этого процесса, по своей сути обратного фотосинтезу, энергия, ранее аккумулированная в химических связях разлагаемых веществ, освобождается и — снова через посредство АТФ — тратится на образование новых химических связей синтезируемых молекул. Таким образом, существенная часть продукции фотосинтеза нужна только для того, чтобы связать энергию света и, превратив ее в химическую, использовать для синтеза совсем других веществ. И лишь часть органического вещества, образующегося при фотосинтезе, используется как строительный материал для этих синтезов.

Продукция фотосинтеза (биомасса) колоссальна. За год на земном шаре она составляет около 10^{10} *т*. Органические вещества, создаваемые растениями,— это единственный источник жизни не только растений, но и животных, так как последние перерабатывают уже готовые органические вещества, питаясь либо непосредственно растениями, либо другими животными, которые, в свою очередь, питаются растениями. Таким образом, в основе всей современной жизни на Земле лежит фотосинтез. Все превращения веществ и энергии в растениях и животных представляют собой перестройки, перекомбинации и переносы вещества и энергии первичных продуктов фотосинтеза. Фотосинтез важен для всего живого и тем, что одним из его продуктов является свободный кислород, происходящий из молекулы воды и выделяющийся в атмосферу. Полагают, что весь кислород атмосферы образовался благодаря фотосинтезу. Он необходим для дыхания как растениям, так и животным.

Хлоропласты способны перемещаться по клетке. На слабом свету они располагаются под той стенкой клетки, которая обращена к свету. При этом они обращаются к свету своей большей поверхностью. Если свет слишком интенсивен, они поворачиваются к нему ребром и выстраиваются вдоль стенок, параллельных лучам света. При средних освещенностях хлоропласты занимают положение, среднее между двумя крайними. В любом случае достигается один результат: хлоропласты оказываются в наиболее благоприятных для фотосинтеза условиях освещения. Такие перемещения хлоропластов (фототаксис) — это проявление одного из видов раздражимости у растений.

Хлоропласты обладают известной автономией в системе клетки. В них имеются собственные рибосомы и набор веществ, определяющих синтез ряда собственных белков хлоропласта. Имеются также ферменты, работа которых приводит к образованию липидов, входящих в состав ламелл, и хлорофилла. Как мы видели, хлоропласт располагает и автономной системой добывания энергии. Благодаря всему этому хлоропласты способны самостоятельно строить собственные структуры. Существует даже взгляд, что хлоропласты (как и митохондрии) произошли от каких-то низших организмов, поселившихся в растительной клетке и сперва вступивших с нею в симбиоз, а затем ставших ее составной частью, органоидом.

У низших растений фотосинтез также осуществляется специализированными, хотя и не столь высокоразвитыми, как в хлоропласте,

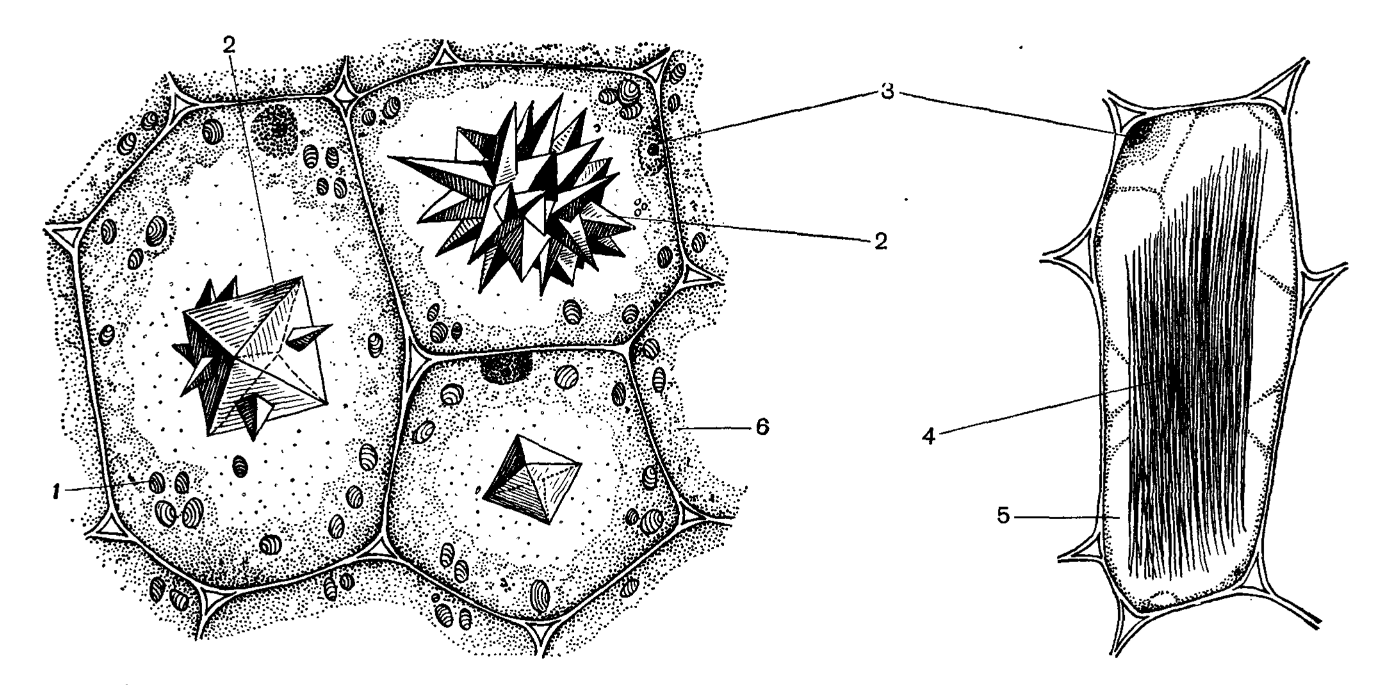


Рис. 34. Кристаллы щавелевокислого кальция в вакуолях клеток.

Слева — в клетках из черешка листа бегонии королевской. Справа — в клетке ряски малой. *1* — крахмальные зерна; *2* — друзы; *3* — ядро; *4* — рафиды; *5* — вакуоль; *6* — цитоплазма.

мембранными структурами. У фотосинтезирующих бактерий мембраны, содержащие хлорофилл, образуют сеть, которая пронизывает тело бактерии. У сине-зеленых водорослей фотосинтезирующие мембраны слиты в плоские пузырьки. У зеленых и других водорослей система этих мембран отделена от остальной части клетки покрывающей мембраной и образует специальный органоид — хроматофор. Число хроматофоров в клетке невелико, часто клетка содержит всего лишь один хроматофор. Форма их очень различна у водорослей разных видов.

У спирогиры хроматофор имеет вид ленты, спирально вьющейся вдоль стенок клетки; у клостридиума — это ребристые цилиндры; у зигнемы — звездчатые тела.

Хромопласты возникают либо из пропластид, либо из хлоропластов, либо из лейкопластов. Их внутренняя мембранная структура гораздо проще, чем у хлоропластов. Гран нет, строма содержит много желтого или оранжевого пигмента. Хромопласты содержатся в клетках лепестков, плодов, корнеплодов.

В типичной растительной клетке имеется крупная **в а к у о л ь**, наполненная жидким содержимым. Часто вакуоль занимает почти весь объем клетки, так что цитоплазма составляет лишь тонкий слой, прилегающий к клеточной оболочке. У молодых клеток бывает несколько мелких вакуолей, которые по мере развития клетки разрастаются и сливаются в одну. Содержимое вакуоли — клеточный сок — это водный раствор очень многих веществ: сахаров, аминокислот, других органических кислот, пигментов (красящих веществ), витаминов, дубильных веществ, алкалоидов, гликозидов, неорганических солей (нитратов, фосфатов, хлоридов), иногда — белков.

Все эти вещества — продукты жизнедеятельности клетки. Одни из них хранятся в вакуолярном (клеточном) соке в качестве запасных веществ и со временем вновь поступают в цитоплазму для использования. Другие являются отбросами обмена веществ, выведенными прочь из цитоплазмы. Так, в вакуоль выводится щавелевая кислота; в вакуолярном соке часто откладываются кристаллы щавелевокислого кальция — иногда в форме одиночных кристаллов, в других случаях в виде конгломерата кристаллов этой соли — многогранных (друзы) или игольчатых (рафиды), — изображенных на рисунке 34.

У подавляющего большинства растений (исключение составляют прокариотические организмы) в каждой живой клетке имеется ядро или несколько ядер. Клетка, лишенная ядра, способна жить лишь короткое время. Безъядерные клетки ситовидных трубок — живые клетки. Но живут они недолго. Во всех других случаях безъядерные клетки являются мертвыми.

Ядро всегда лежит в цитоплазме. Форма ядра может быть различной — округлой, овальной, сильно вытянутой, неправильно-многолопастной. В некоторых клетках контуры

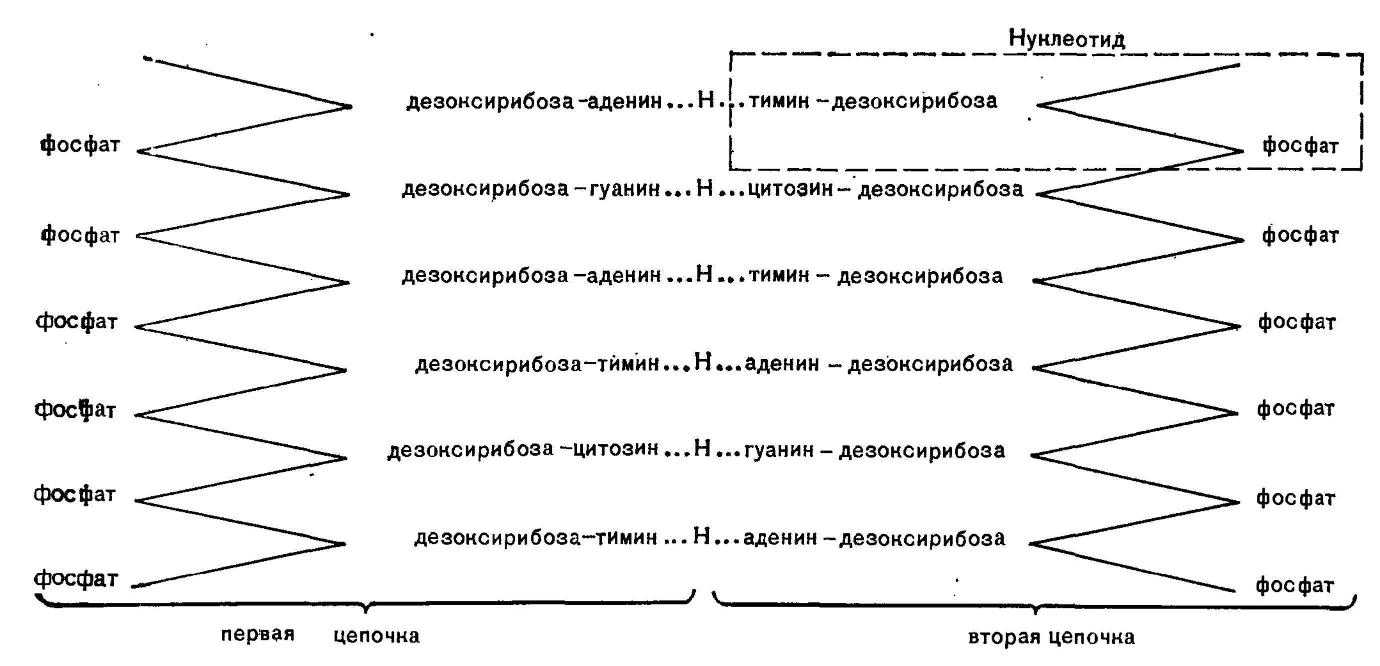


Рис. 35. Схема строения фрагмента молекулы ДНК.

Каждая из двух цепочек образована благодаря тому, что дезоксирибозы соседних нуклеотидов связаны между собой через фосфат. Цепочки соединены друг с другом благодаря водородным (... Н ...) связям между азотистыми основаниями их нуклеотидов (—А ... Н ...Т— или —Г ... Н ... Ц —).

ядра меняются в ходе его функционирования, причем на его поверхности образуются лопасти различной величины. Размеры ядер неодинаковы и в клетках разных растений, и в разных клетках одного и того же растения. Относительно крупные ядра бывают в молодых, меристематических клетках, в которых они могут занимать до $^3/_4$ объема всей клетки. Относительные, а иногда и абсолютные размеры ядер в развитых клетках значительно меньше, чем в молодых.

Снаружи ядро покрыто оболочкой, состоящей из двух мембран, между которыми имеется щель — околоядерное пространство. Оболочка прерывается порами. Внешняя из двух мембран оболочки дает выросты, непосредственно переходящие в стенки эндоплазматической сети цитоплазмы. И поры и прямая связь эндоплазматической сети с околоядерным пространством обеспечивают тесный контакт между ядром и цитоплазмой.

Содержимое ядра — зернистое основное вещество (ядерный сок, или нуклеоплазма), в котором помещаются более плотные структуры — *хромосомы* и *ядрышко*. Ядрышко представляет собой аппарат синтеза материала рибосом и место их сборки из этого материала.

Хромосомы построены из большого числа молекул дезоксирибонуклеиновых кислот (ДНК), соединенных с молекулами белков-гистонов. Молекулы ДНК — это длинные сложно упакованные двойные нити. Каждая молекула состоит из двух нитей, заплетенных спирально одна вокруг другой. Нить, в свою очередь,—это цепочка из огромного числа так называемых нуклеотидов. Нуклеотид — соединение азотистого основания, углевода (дезоксирибозы) и фосфорной кислоты.

В состав каждого из нуклеотидов входит одно из четырех следующих азотистых оснований: аденин, гуанин, цитозин или тимин. Соответственно, в ДНК различают 4 разных нуклеотида: адениновый (А), гуаниновый (Г), цитозиновый (Ц) и тиминовый (Т). Нуклеотиды соединены между собой через свои фосфатные группы, благодаря чему образуется длинная цепочка. Две цепочки, закрученные одна вокруг другой и образующие одну молекулу ДНК, скреплены между собой химическим взаимодействием (так называемые водородные связи) азотистых оснований своих нуклеотидов. Основания образуют пары — одно основание из одной цепочки, другое — из второй. Схема на рисунке 35 дает представление о порядке соединения нуклеотидов в цепочку, а двух цепочек — между собой.

Хотя все молекулы дезоксирибонуклеиновых кислот построены по описанному единому плану, конкретный их качественный состав различен; отличаются они и по величине молекул. Молекула ДНК содержит до 50—100 тыс. пар

нуклеотидов, но число пар их в каждой молекуле свое, отличающееся от числа пар нуклеотидов в любой другой молекуле. Кроме того, нуклеотидов существует 4 разных вида, и в составе каждой молекулы ДНК свой, ей присущий процент нуклеотидов каждого данного вида. Иначе говоря, количественное отношение А : Г : Ц : Т у каждой молекулы ДНК свое. И наконец, в каждой молекуле ДНК порядок чередования нуклеотидов А, Г, Ц, Т характерен только для данной молекулы. Перестановка местами только двух пар из 50 тыс. пар нуклеотидов, пусть даже соседних, резко меняет свойства всей молекулы; то же самое—замена хотя бы одной пары, скажем Из — Г на А — Т или на Г — Из; то же самое—отсутствие одной пары из числа тех же 50 тыс. В действительности молекулы ДНК могут отличаться между собой не в одном звене, не одной-двумя парами нуклеотидов, а в огромном их числе сразу. Количество возможных перестановок пар нуклеотидов в молекуле ДНК бесконечно, и соответственно бесконечно количество разных молекул, у каждой из которых свои свойства. Последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК — это зашифрованная запись состава того или иного белка, свойственного данной клетке. На протяжении каждой молекулы ДНК последовательно умещаются записи состава нескольких белков, а во всех молекулах ДНК всех хромосом ядра — записи состава всех белков клетки, которые в ней могут синтезироваться в течение ее жизни. Суть этих кодированных записей состоит в следующем.

Молекулы каждого белка — это цепочки из последовательно соединенных аминокислот. Существует около 20 разных аминокислот, и характер белка определяется тем, из каких именно аминокислот состоит его молекула, каково их общее количество в молекуле и в какой последовательности они соединены друг с другом. Например, участок ДНК, ответственный за состав определенного белка (каждый такой участок называется геном),— это есть запись конкретной последовательности аминокислот, образующих молекулу данного белка, их общего числа в ней. Каждые 3 последовательных нуклеотида цепочки ДНК обозначают (кодируют) одну аминокислоту соответствующей белковой молекулы. Следующие 3 нуклеотида кодируют следующую аминокислоту и т. д. Количества возможных отличающихся сочетаний по 3 нуклеотида из числа четырех разных видов их с избытком хватает для закодирования 20 аминокислот. Интересно, что одни и те же аминокислоты во всем живом мире кодируются одними и теми же сочетаниями нуклеотидов. В итоге в одном гене его нуклеотидным составом зашифрован аминокислотный состав всех белков, способных синтезироваться в данной клетке.

Клеточные белки являются ферментами. Ферменты определяют течение всех реакций, составляющих суть жизнедеятельности клеток. От наличия тех или иных ферментов зависит образование и превращения всех других веществ клетки, будь то жиры, углеводы, алкалоиды, смолы и т. д. Это, в свою очередь, формирует все свойства клетки, отличающие ее от клеток других растений, в клеточных ядрах которых закодирован состав другого набора ферментов. Вот почему сведения о составе всех белков, которые могут образоваться в клетке,— это информация о всех свойствах клетки и организма. Дальше мы увидим, что эта информация — наследственная, т. е. что она в полном объеме передается от клетки к клетке при их размножении и от материнского растения к дочерним.

Хранится эта информация в хромосомах. Однако реализация этой информации — синтез белков — происходит не в них. Гены хромосом выступают только в роли инициаторов этого синтеза. Когда в клетке возникает потребность в образовании того или иного белка, то ген, в котором зашифрован состав этого белка, активируется. Это значит, что на участке нити ДНК, составляющем данный ген, образуются молекулы так называемой информационной рибонуклеиновой кислоты (и-РНК).

Строение и состав этих молекул, представляющих собой одиночные цепочки из нуклеотидов, отображает нуклеотидное строение того гена, на котором они образовались. Таким образом происходит копирование информации о составе будущего белка.

Образование молекул и-РНК (на каждом гене их образуется много) означает и размножение информации, как бы отпечатывание многих одинаковых матриц, отображающих строение одного и того же гена и тем самым несущих в нуклеотидной последовательности своих молекул информацию об аминокислотном составе заданного белка. Эти отпечатки гена переходят из ядра в цитоплазму. Здесь происходит расшифровка информации, заключенной в матрицах — молекулах и-РНК, реализация информации, перевод ее с языка нуклеотидной последовательности на язык последовательности аминокислот, т. е. синтез белковых молекул заданного состава.

В расшифровке и синтезе, кроме молекулы и-РНК, участвует большое число молекул различных транспортных рибонуклеиновых кислот (т-РНК), рибосомы и ряд ферментов. Аминокислоты связываются с т-РНК — молекула с молекулой. Каждому из 20 видов аминокислот соответствует своя т-РНК. Так, у молекулы

т-РНК имеются химические группы, способные узнавать свою аминокислоту, выбирая именно ее из всех наличных аминокислот. Происходит это с помощью специальных ферментов. Узнав свою аминокислоту, т-РНК вступает с ней в соединение. К началу молекулы и-РНК присоединяется рибосома, которая, продвигаясь по и-РНК, соединяет друг с другом в полипептидную цепочку именно те аминокислоты, порядок которых зашифрован нуклеотидной последовательностью данной и-РНК. Это считывание информации, эта ее расшифровка происходит благодаря специальному механизму, имеющемуся в транспортных РНК, молекулы которых выстраивают друг за другом именно те аминокислоты, которые «обозначены», «записаны» нуклеотидной последовательностью молекулы и-РНК. Рибосома — аппарат для химического связывания аминокислот в молекулу белка.

Итак, общая схема такова. На активированном гене — участке одной из цепочек молекулы ДНК — синтезируются нуклеотидные же цепочки, молекулы и-РНК, состав которых точно отображает состав гена, а значит, несет в себе запись состава белка, кодируемого данным геном. В цитоплазме рибосомы на основе информации, перенесенной с гена молекулами и-РНК, с помощью транспортных РНК соединяют разные аминокислоты в заданной последовательности, в результате чего образуется молекула того белка, состав которого закодирован в этом гене.

Образование молекул и-РНК на активированном гене служит и командой и конкретной программой для синтеза строго определенного белка. Одна и та же молекула и-РНК используется как чертеж для создания многих одинаковых молекул белка. Однако она довольно недолговечна, поэтому для длительно продолжающегося синтеза новых молекул того же белка необходимо образование на одном и том же гене одинаковых, но новых экземпляров молекул и-РНК. С переходом гена в неактивное состояние — а это происходит при исчезновении у клетки потребности в данном белке — он блокируется, перестает образовывать и-РНК, и вскоре синтез этого белка прекращается. В ходе жизни клетки у нее возникают потребности в разных белках. Всякий раз активируются определяющие их гены и образуются молекулы и-РНК соответствующего состава.

Каждая рибосома производит за свою жизнь много молекул разных белков. Она может работать на основе любой и-РНК, и результат, характер созданного ею белка зависит только от состава той и-РНК, в контакте с которой рибосома работала на этот раз.

Таким образом, клеточное ядро выполняет следующие взаимосвязанные функции. В нем хранятся сведения о составе всех белков, способных синтезироваться в данной клетке в течение ее жизни. (Исключение представляют собой некоторые белки митохондрий и хлоропластов. Их состав зашифрован в собственных ДНК этих органоидов, где эти ДНК и находятся. Здесь же, на месте, происходят все этапы расшифровки сведений, заключенных в этих ДНК, включая и сам синтез данных белков с помощью собственных рибосом.)

В ядре хранятся сведения о всех свойствах клетки и организма. Ядро организует синтез каждого из этих белков в нужный момент. При делении клетки, сопровождающемся делением ядра, вся эта информация в полном объеме переходит в каждое из вновь образуемых ядер, в каждую новую клетку. Это возможно благодаря тому, что перед делением весь генный материал хромосом самоудваивается, образуются два одинаковых его экземпляра и по одному из них оказывается в каждом из новых ядер. Ядро каждой клетки содержит полный набор генов, свойственных данному организму. Однако в течение жизни разных специализированных клеток работают далеко не все гены. В одних клетках функционирует одна часть генов, в других — другая, в третьих — третья. Именно поэтому клетки разных тканей одного организма отличаются друг от друга. Значительная часть генов так и остается в пассивном, лишь «хранящем информацию» состоянии от рождения до самой смерти клетки, организма. Кроме того, гены в данной клетке работают не одновременно: одни активны в один период жизни клетки, на таком-то этапе ее развития; другие — на другом и т. д.

Почему одни гены так и остаются неактивными, каким образом включаются и выключаются другие — очень сложная и важная проблема, которая сейчас интенсивно исследуется. Большую роль в блокировании и деблокировании генов играют, по-видимому, белки-гистоны. Они входят в состав хромосом, находясь в соединении с ДНК. Возможно, активация, «раскрепощение» гена происходит тогда, когда молекула гистона отсоединяется от соответствующего участка ДНК, тем самым обнажая его цепочки, позволяя им расплестись и начать функционировать химически. Присоединение гистона ведет к блокировке гена. Однако, чем управляется присоединение и отсоединение гистонов, недостаточно ясно.

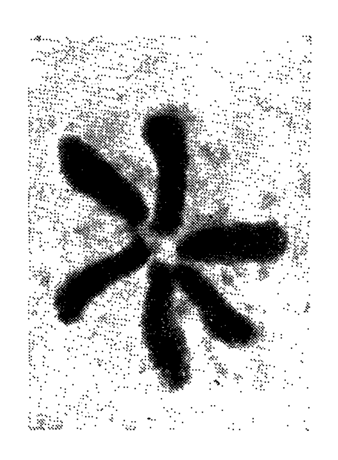
Генный материал, как говорилось, находится в хромосомах. Поэтому работа ядра по хранению наследственной информации, по ее удвоению и передаче из клетки в клетку, по организации синтеза различных белков в течение жизни клетки — это прежде всего работа хромосом. Хотя они существуют в течение всей

жизни клетки, но в виде четких структур хромосомы различимы в ядре только во время деления клетки. В это время происходит конденсация материала хромосом и хромосомы удается выявить методами микроскопии как индивидуальные, четко очерченные образования.

Хромосомы имеют различную форму. Это либо прямые или изогнутые палочки, либо разнообразные крючки, овальные тельца, шарики (рис. 36). Сильно варьируют они и по размерам. Каждая клетка растений данного вида содержит в своем ядре одинаковый набор (или наборы) хромосом из строго определенного числа разных, но строго определенных хромосом. У всех высших и некоторых низших растений в течение их жизненного цикла чередуются два поколения: с клетками, содержащими в ядрах однократный (гаплоидный, n) набор хромосом, и с клетками, ядра которых имеют двойной (диплоидный, $2n$) набор хромосом. Гаплоидный набор состоит из n разных хромосом, по одной каждого типа. Численная величина строго постоянна для всех гаплоидных клеток всех растений данного вида. Так, для лесной земляники это число составляет 7, для гороха — тоже 7, но для фасоли — 11, для яблони — 17, для земляной груши — 51, для сахарного тростника — 60. Диплоидный набор — это два гаплоидных, сложенных вместе. В нем по две хромосомы каждого типа. Если у гороха в гаплоидном наборе 7 разных хромосом, то в диплоидном 7 разных пар хромосом, причем две хромосомы в пределах каждой пары одинаковы. Легко сосчитать, что для перечисленных растений диплоидный набор ($2n$) составляет для земляники 14, для гороха — 14, для фасоли — 22, для яблони — 34, для земляной груши — 102, а для сахарного тростника — 120 хромосом.

В жизненном цикле мхов, папоротников чередуются организмы с диплоидными и гаплоидными клетками. Эти организмы у папоротников ведут самостоятельную, изолированную друг от друга жизнь. У мхов диплоидное растение живет на гаплоидном. В диплоидном организме образуются гаплоидные клетки — **споры**. Каждая из них, прорастая, дает гаплоидный организм, т. е. организм, построенный из гаплоидных клеток. В нем образуются гаплоидные же половые клетки — гаметы.

В момент оплодотворения мужская и женская гаметы сливаются, образуя одну клетку — зиготу, имеющую одно ядро — результат слияния ядер обеих гамет. От каждой из гамет ядро зиготы получает по гаплоидному набору хромосом, и в результате оно имеет двойной, диплоидный набор их. Из зиготы развивается организм, каждая клетка которого имеет диплоидный набор хромосом.



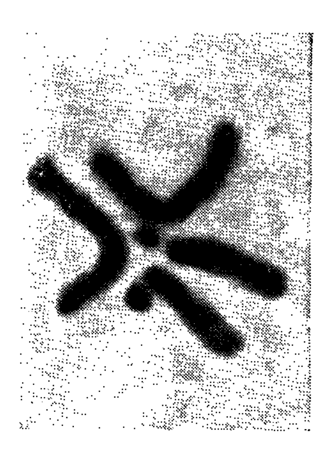


Рис. 36. Диплоидные наборы хромосом в клетках скерды зеленой (Crepis capillaris) — слева и сложноцветного Haplopappus gracilis — справа во время деления клеток.

У Haplopappus легко опознать гомологичные хромосомы (хромосомы одной из пар имеют вид дуг; хромосомы другой пары несут на конце по каплевидному образованию, соединенному перемычкой с остальной частью хромосомы, — это так называемый спутник).

В диплоидном наборе две хромосомы каждой пары одинаковы по форме, внутреннему строению, содержат гены, управляющие появлением однородных признаков (рис. 36). Они называются гомологичными хромосомами. Одна из них происходит из гаплоидного набора отцовской гаметы, другая — материнской. Поэтому у раздельнополых организмов одна из них несет гены, определяющие развитие подведомственных ей признаков по отцовскому типу, вторая — по материнскому.

Гомологичные хромосомы другой пары таким же образом определяют развитие другого ряда признаков, третьей пары—третьего ряда и т. д. Хотя отцовский и материнский организмы относятся к одному виду, но наследственные свойства их не тождественны — у них имеются и индивидуальные отличия. Поэтому некоторые гены одной гомологичной хромосомы не тождественны соответствующим генам второй.

Гаплоидный набор, входящий в состав диплоидного и происходящий из отцовской гаметы, несет отцовскую наследственность с ее индивидуальными чертами, а гаплоидный набор из материнской гаметы — материнскую. Сложное взаимодействие однородных, но не всегда тождественных генов двух гаплоидных наборов, в сумме образующих один диплоидный, определяет, какие признаки проявятся у диплоидного потомства, которое, по существу, является гибридом отца и матери.

У голосеменных и покрытосеменных растений чередование поколений происходит в принципе, так же как у мхов и папоротников, но их

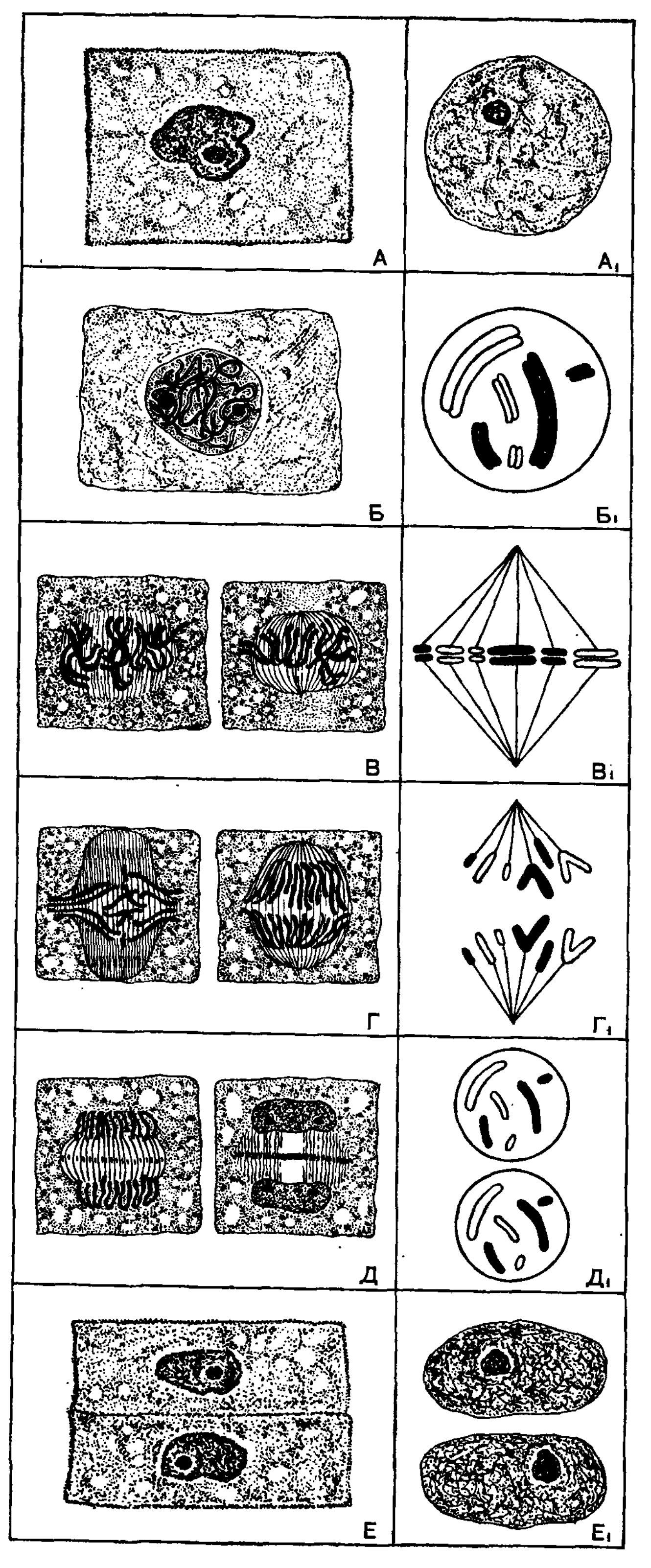


Рис. 37. Митотическое деление клетки кончика корешка лука (слева) и параллельно — схема деления материала ядра при митозе (справа). На схеме одна из гомологичных хромосом зачернена, другая изображена светлой.

А — клетка вне деления, во время интерфазы; хромосомы в это время деконденсированы, деспирализованы, поэтому сами хромосомы не видны как индивидуально обособленные образования; хорошо различимы ядрышки. *Б* — профаза митоза: клетка готовится к делению; хорошо видны хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид. *В* — метафаза митоза: оболочка ядра растворяется; хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки; появляются нити веретена, прикрепляющиеся к хромосомам. *Г* — анафаза митоза: хромосомы, расщепившись вдоль, расходятся к противоположным полюсам клетки. *Д* — телофаза: хромосомы деконденсируются, образуются ядра, покрытые каждое своей оболочкой, и появляются ядрышки; исчезают нити веретена, а в середине клетки появляется фрагмобласт — оболочка, которая, разрастаясь от центра к периферии, перегораживает клетку на две. *Е* — цитокинез: образование оболочки между двумя дочерними клетками; ядра принимают интерфазный вид — как на *А*.

гаплоидная фаза сильно редуцирована и представлена часто лишь группой клеток. Она живет не самостоятельно, а в теле гаплоидного растения. У покрытосеменных растений женское гаплоидное поколение заключено в зародышевом мешке, находящемся в семяпочке, а мужское — внутри пыльцевого зерна.

Размножаются клетки делением. При этом из одной клетки образуются две дочерние, каждая из которых в свое время тоже может поделиться и т. д. Каждая из дочерних клеток должна нести в своем ядре полный и одинаковый объем наследственного вещества, точно такого же, какой содержится в ядре материнской клетки. Только при этом условии наследственные свойства могут полностью передаваться от клетки к клетке и от растения к растениям-потомкам. Специальный механизм — митотическое деление ядра (митоз) — обеспечивает равное и полное распределение наследственного вещества, вещества хромосом, между дочерними клетками (рис. 37).

Еще до деления клетки каждая молекула ДНК в каждой хромосоме пристраивает около себя свою копию — вторую такую же молекулу. В результате весь наследственный материал клетки удваивается, а каждая хромосома состоит теперь из двух равноценных частей — хроматид. Далее «задача» клетки состоит в том, чтобы, разделив каждую хромосому на хроматиды, строго поровну распределить их между будущими дочерними клетками: в каждую из них нужно направить по одной хроматиде от каждой хромосомы. Это осуществляется следующим образом. Непосредственно перед делением клетки хромосомы сильно уплотняются и сокращаются. Затем они располагаются в одной плоскости — по экватору ядра, причем одна хроматида каждой из них обращена к одному полюсу клетки, другая — к противоположному. Ядерная оболочка исчезает, растворяется и ядрышко. Между полюсами клетки

появляются нити, в своей совокупности образующие фигуру веретена. Нити собираются из соединяющихся друг с другом микротрубочек. Веретено состоит из нитей двух родов. Одни — непрерывные, идущие от одного полюса клетки к другому. Другие — тянущие, каждая из которых соединяет полюс с одной из хроматид. В хромосоме имеется участок — кинетохор, к которому и прикрепляются тянущие нити — одна от одного полюса, другая от второго. Далее происходит расхождение хроматид. Хроматиды, составлявшие до этого каждую хромосому, отделяются друг от друга и, подтягиваемые нитями, расходятся к противоположным полюсам клетки. В результате у каждого полюса собирается по одному полному набору хроматид, которые теперь уже являются хромосомами. После этого нити веретена распадаются, вокруг каждого набора хромосом образуется ядерная оболочка, хромосомы сильно разбухают (деспирализуются). В каждом ядре появляется ядрышко. Ядро обретает структуру, свойственную ядрам неделящихся клеток. В срединной плоскости клетки образуется перегородка, разделяющая клетку на две дочерние.

Органоиды распределяются между дочерними клетками не строго поровну, но затем в клетках синтезируются их составные части, происходит сборка новых экземпляров органоидов каждого вида, и число их в каждой клетке восстанавливается до нормального. Сами клетки растут. В хромосомах происходит удвоение наследственного материала, после чего хромосомы состоят, как перед делением клетки, из двух хроматид. Клетка готова к новому делению.

При смене диплоидного поколения клеток гаплоидным происходит так называемое редукционное деление ядра — **м е й о з**. Во время мейоза (рис. 38) гомологичные хромосомы каждой пары сближаются, тесно прилегают друг к другу по своей длине, перекручиваются. Между соприкасающимися гомологичными хромосомами происходит обмен отдельными участками. В результате этого часть генов отцовских хромосом переходит в состав материнских хромосом, а соответствующие им гены материнских хромосом занимают освободившиеся места

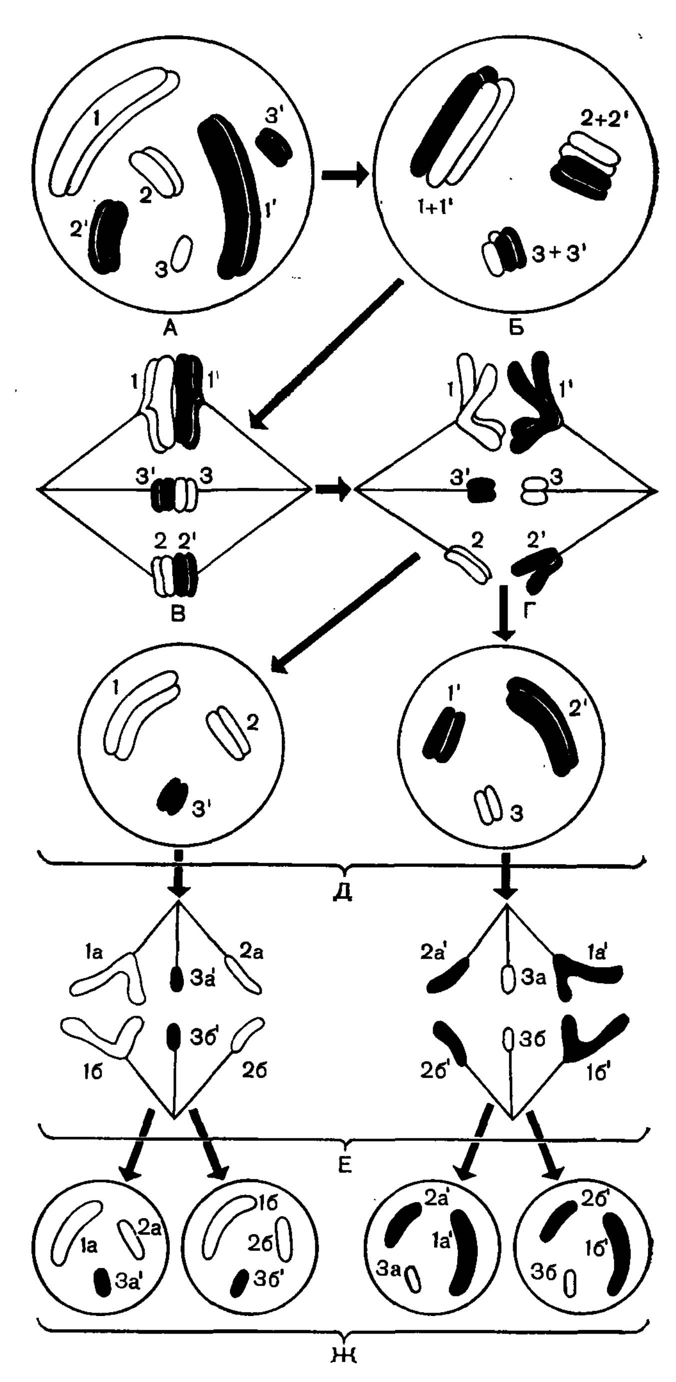


Рис. 38. Схема поведения хромосом «условной» клетки при мейозе.

А — изображено диплоидное ядро клетки, содержащее 3 пары хромосом (1 и 1′ — 1-я пара гомологичных хромосом, 2 и 2′ — 2-я пара, 3 и 3′ — 3-я пара). $2n = 6$. 3 хромосомы, происходящие от материнского организма,— светлые (цифры без штриха); парные им гомологичные хромосомы, происходящие от отцовского организма, зачернены (цифры со штрихом). Гомологичные хромосомы обозначены общим номером. Каждая хромосома состоит из двух хроматид. *Б* — слияние гомологичных хромосом. На этой стадии гомологичные хромосомы обмениваются между собой отдельными участками. В результате происходит некоторое перераспределение материнского и отцовского наследственного материала между хромосомами (кроссинговер). *В* — образуются нити веретена, прикрепляющиеся к хромосомам, исчезает оболочка ядра. *Г* — гомологичные хромосомы расходятся к противоположным полюсам клетки, у полюсов оказывается по одной гомологичной хромосоме из каждой пары, общее число хромосом у каждого полюса вдвое меньше, чем в исходном ядре А. *Д* — образуются два ядра с гаплоидным набором хромосом в каждом; в одно из них попало больше бабушкиных (светлых, материнских по отношению к ядру *А*) и меньше дедушкиных (зачерненных, отцовских по отношению к ядру *А*) хромосом, в другое — наоборот; таким образом, новые ядра не вполне тождественны друг другу по составу своего наследственного вещества; их различие обусловлено также и кроссинговером, происходящим с хромосомами на стадии *Б*. *Е—Ж* — митотическое деление каждого из гаплоидных ядер *Д*: продольное расщепление каждой хромосомы, расхождение хромосом к полюсам, образование двух гаплоидных ядер из каждого ядра *Д*. В итоге появилось 4 клетки с гаплоидными ядрами вместо одной клетки с диплоидным набором хромосом.

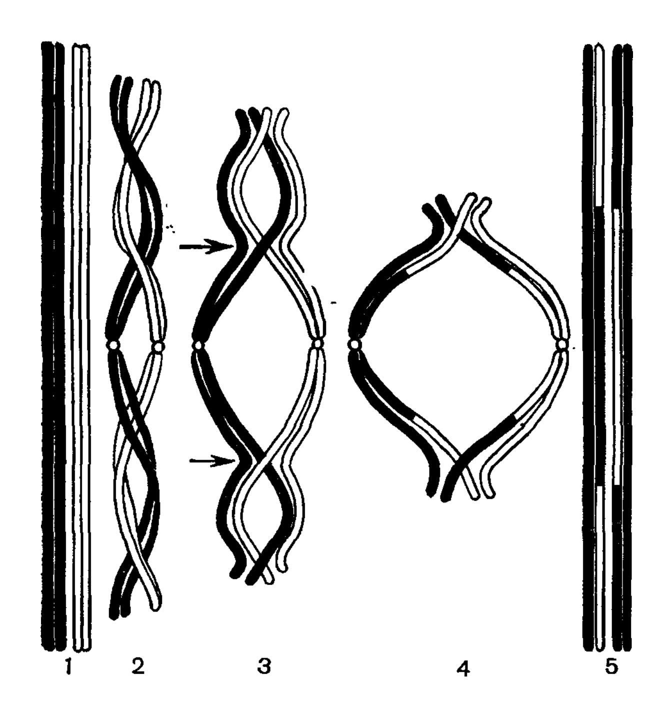


Рис. 38А. Схема кроссинговера во время мейоза, происходящего на стадии *Б* рис. 38.

1 — две гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух сестринских хроматид; *2* — гомологичные хромосомы сплелись друг с другом; *3* — каждая хромосома расщепляется на составляющие ее хроматиды; хромосомы начинают отталкиваться друг от друга и расходиться, но в некоторых точках (на рисунке — в четырех) они остаются связанными; в центральной петле сдвоены сестринские хроматиды, а в обеих крайних петлях — несестринские; точки, где возможен кроссинговер, показаны стрелками; *4* — хроматиды обменялись участками, и хромосомы, претерпев как бы взаимную гибридизацию, расходятся; *5* — две разошедшиеся, но уже «гибридные» (в отличие от показанных на *1)* хромосомы.

в отцовских хромосомах (явление кроссинговера — рис. 38А). Внешний вид тех и других хромосом в результате этого не меняется, но их качественный состав становится иным. Отцовская и материнская наследственности перераспределяются и смешиваются. Далее ядерная оболочка и ядрышко растворяются, образуется аппарат веретена, такой же, как при митозе. Гомологичные хромосомы разъединяются и с помощью нитей веретена расходятся к полюсам клетки. У одного полюса оказывается один гаплоидный набор хромосом (по одной гомологичной хромосоме из каждой пары), у другого — второй гаплоидный набор.

Вслед за мейозом образовавшиеся гаплоидные ядра делятся путем митоза. При этом каждая хромосома гаплоидного набора расщепляется на две хроматиды, они расходятся и образуются дочерние гаплоидные клетки.

Мейоз отличается от митоза двумя принципиальными моментами. Во-первых, при мейозе происходят слипание каждой пары гомологичных хромосом и обмен между ними частью наследственного материала, чего нет при митозе. Во-вторых, при мейозе к полюсам клетки расходятся гомологичные хромосомы, по одной от каждой пары, а при митозе каждая хромосома расщепляется на хроматиды и к полюсам расходятся хроматиды, по одной от каждой хромосомы. В результате мейоза из диплоидной клетки образуются гаплоидные.

В клетках некоторых тканей при их развитии происходит незавершенный митоз: материал хромосом в ядрах удваивается, хромосомы делятся пополам, но, вместо того чтобы образовать два ядра, остаются в исходном ядре. С этого момента оно заключает в себе не диплоидный, а тетраплоидный (четверной) набор хромосом. Процесс, ведущий к подобному удвоению хромосом внутри одного ядра, называется эндомитозом — внутренним митозом. Если он происходит с одним ядром дважды, то оно становится октоплоидным (восьмикратным) набором и т. д. Клетки, ядра которых несут в себе больше двух наборов хромосом, называются полиплоидными, т. е. многоплоидными. Полиплоидия клеток в ряде случаев повышает их жизнеспособность, поскольку каждый ген дублируется несколькими другими такими же генами. Однокачественные гены действуют в унисон, и повреждение какого-нибудь из них не ведет к выпадению определяемого им признака, так как компенсируется работой остальных однородных генов. Во многих случаях полиплоидные клетки крупнее и богаче содержимым, чем диплоидные. Выведены сорта полиплоидных культурных растений, которые обладают повышенными хозяйственными качествами.

Наука, изучающая клетку, называется ц и т о л о г и е й. Клетка представляет собой основу строения всего живого и всех жизненных процессов; поэтому большинство важнейших общебиологических проблем можно решить с привлечением цитологии и методов ее исследования.

С помощью цитологии решаются многие практически важные вопросы: борьба с болезнями растений (грибными, бактериальными), выведение новых сортов культурных растений, преодоление стерильности (бесплодия) гибридных сортов.

Эти проблемы современная цитология исследует, применяя разнообразные методы — микроскопические, биохимические, биофизические, генетические — и тесно взаимодействуя с другими смежными биологическими науками.

РАСТЕНИЯ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЗМОВ

СИСТЕМАТИКА И ЕЕ ЗАДАЧИ

Классификацией организмов и выяснением их эволюционных взаимоотношений занимается особая ветвь биологии, называемая систематикой. Некоторые биологи называют систематику наукой о многообразии (многообразии организмов). В самом деле, если бы органический мир был представлен совершенно одинаковыми существами, то не было бы предмета для систематики, ибо не было бы разнообразия. В действительности мир живых существ удивительно разнообразен и, по самым скромным подсчетам, насчитывает более 1 млн. видов животных (по мнению некоторых зоологов, даже значительно больше 2 млн.) и, по-видимому, не менее 350 тыс. видов растений (некоторые ботаники доводят эту цифру до полмиллиона). Изучить все это многообразие организмов призвана систематика, занимающая в силу этого совершенно особое положение в системе биологических наук. Ее основной задачей продолжает оставаться классификация этого многообразия, т. е. создание определенной упорядоченной его системы. Еще Линней писал: «Ариадниной нитью ботаники является система. Без нее — хаос».

Первоначально перед систематикой стояла лишь задача создания удобной для обозрения и пользования классификации, которая носила совершенно искусственный характер. Искусственность классификации выражалась в том, что она основывалась на небольшом количестве произвольно взятых признаков. В результате этого растения и животные подразделялись на группы, в которых оказывались вместе совершенно не родственные между собой организмы. Наивысшего своего развития искусственная систематика достигла в XVIII в., когда была разработана весьма удобная в практическом отношении система (система Линнея). Система эта давала возможность быстро определить названия растений и легко найти в ней место для новых видов и родов.

С развитием морфологии растений искусственная систематика растений уступила свое место «естественной», основанной на совокупности признаков. Первая «естественная система» была создана в 1789 г. Однако «естественная систематика» не была еще естественной в современном смысле, так как она не была еще эволюционной. Авторы естественных систем продолжали верить в постоянство видов. В естественных системах растения объединялись на основании «сродства», или «родства», под которым понималось, однако, не родство по происхождению, а лишь внешнее и часто поверхностное сходство. В естественных системах соединяются такие растения, которые обнаруживают наибольшее внешнее сходство между собой. В результате естественная систематика часто объединяла аналогичные эволюционные стадии или сходные верхушки разных филогенетических ветвей, т. е. она строила свои рубежи поперек течения эволюции. Тем не менее многие построения естественной систематики предвосхитили выводы эволюционной систематики.

После торжества эволюционной идеи в биологии естественная систематика стала постепенно уступать свое место эволюционной, или филогенетической, систематике. Начался новый этап в ее развитии. Употреблявшийся и ранее термин «родство» получил новое значение, и перед систематикой возникли новые цели. Основной задачей систематики является теперь построение такой системы классификации, которая отражала бы родственные, т. е. эволюционные, взаимоотношения между организмами.

Современная систематика развивается в тесной связи с другими биологическими науками и широко пользуется как их фактическим материалом и идеями, так и методами исследования, в том числе экспериментальными.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ

Систематика выработала свою систему понятий и символов, свой язык, служащий для классификации организмов. Любая система классификации является неизбежно системой иерархически соподчиненных единиц. Такая система взаимоподчиненных групп является единственным логически возможным средством расположения организмов в определенной упорядоченной системе. Поэтому каждая система классификации независимо от того, является она искусственной, естественной или эволюционной, подразделяется на определенные, соподчиненные друг другу систематические категории, или единицы. Таковы вид, род, семейство, порядок и т. д. Для обозначения систематических единиц любого ранга на Международном ботаническом конгрессе в 1950 г. был принят термин «таксон» (ед. ч. taxon, мн. ч. taxa).

Все растительное царство, представляющее собой таксон высшей категории, охватывается системой таксонов, расположенных в порядке иерархии. Благодаря этому систематические категории выполняют свою функцию сведения существующего в природе многообразия форм в стройную систему. Но они могут выполнить эту функцию лишь при условии, чтобы классификация была достаточно удобной. Это требование удобства, бывшее руководящим принципом при построении искусственных систем классификации, отнюдь не утратило своего значения и в построениях эволюционной систематики. Но в то время как искусственная систематика преследовала исключительно практические цели, пытаясь создать порядок из беспорядка, задача эволюционной систематики гораздо сложнее: она должна стремиться к созданию такой системы классификации, которая отражала бы отношения, объективно существующие в природе, но таким образом, чтобы классификация была достаточно практичной. Для этого она должна пользоваться некоторым оптимальным числом соподчиненных систематических категорий, которое не должно быть ни слишком большим, ни слишком малым. Это количество систематических категорий более или менее определилось, и большинство их общепринято.

Как гласит статья 2 Международного кодекса ботанической номенклатуры, «каждое растение рассматривается как принадлежащее к ряду таксонов последовательно соподчиненных рангов, среди которых основным является ранг вида (species)». Вид представляет собой важнейшую таксономическую категорию не только для систематики, но и для всей биологии вообще. Каждое растение, с которым имеет дело исследователь, должно быть определено с точностью до вида, а во многих случаях даже точнее. Не меньшая точность требуется при хозяйственном или медицинском использовании растений, например в лесном хозяйстве и при сборе лекарственных растений. К сожалению, вид, как, впрочем, и все другие таксономические категории, с трудом поддается сколько-нибудь точному логическому определению. Очень трудно, в частности, дать такое определение вида, которое одинаково хорошо подходило как к растениям, размножающимся половым путем, так и к растениям, размножающимся бесполым путем. В одном случае вид представляет собой систему популяций, а в другом случае он есть система клонов. Но в обоих случаях вид характеризуется некоторой целостностью и определенной биологической обособленностью от других видов. Целостность видов выражается в том, что входящие в их состав клоны или популяции связаны между собой переходами. Как бы ни была велика внутривидовая изменчивость и как бы резко не различались крайние формы, при наличии достаточного материала всегда можно расположить представителей вида таким образом, что они составят непрерывный ряд форм. Обособленность же вида заключена в том, что даже группа близких видов представляет собой прерывистый, дискретный комплекс, где, как правило, нет переходных форм.

Виды различаются также условиями их существования, а в случае видов, размножающихся половым путем, также барьерами изоляции, препятствующими скрещиванию. Поэтому если

внутри такого вида скрещивания происходят обычно свободно, то между видами они обычно затруднены или полностью отсутствуют.

Каждый вид относится к какому-нибудь роду (ед. ч. genus, мн. ч. genera). Род представляет собой собирательную таксономическую категорию, состоящую из видов, тесно связанных между собой родственными отношениями. Хотя род представляет собой дискретный комплекс видов, эта дискретность не столь велика, чтобы затемнить родовую общность. В то же время роды отделены друг от друга явно выраженным разрывом. Если бы степень различий между видами была совершенно одинакова, т. е. если бы можно было изобразить виды в виде точек, находящихся на одинаковых расстояниях друг от друга, то систематик не имел бы возможности объединить их в различные роды. В действительности эти точки образуют определенные сгущения, внутри которых филогенетические связи теснее, чем связи между разными сгущениями. Такие сгущения и будут соответствовать таксономическому понятию рода. Другими словами, род, как и вид, соответствует отношениям, реально существующим в природе. Считается, что разрывы между родами должны быть обратно пропорциональны их размерам. Род может состоять из многих видов (политипные роды), нескольких видов (олиготипные роды) или только из одного вида (монотипные роды). Род может делиться, в свою очередь, на подроды, а последние могут состоять из секций.

Категория рода отличается от всех прочих категорий более высокого ранга тем, что его название входит в названия всех относящихся к нему видов. Название вида представляет собой бинарную, или, точнее, биноминальную, комбинацию, состоящую из двух слов (биномен) — названия рода в сопровождении видового эпитета. Если название рода употребляется без видового эпитета, то это обычно означает, что имеется в виду род в целом, примеры: Rosa (роза или шиповник), Salix (ива), Triticum (пшеница). Если речь идет о данном конкретном виде, то после названия рода ставится видовой эпитет, примеры: Rosa canina (роза собачья), Salix caprea (ива козья), Triticum aestivum (пшеница мягкая). Эти два слова — родовое название и видовой эпитет — несут различные и в то же время взаимно дополняющие функции: в то время как родовое название указывает на существование группы родственных видов, видовой эпитет указывает на самостоятельность и особенность (специфичность) данного вида.

Подобно тому как родственные виды объединяются в роды, родственные роды объединяются в семейства (ед. ч. familia, мн. ч. familiae). Семейство определяют как систематическую категорию, включающую один род или группу родов, имеющих общее происхождение и отделенных от других семейств ясно выраженным разрывом. Предполагается, что величина разрыва должна быть обратно пропорциональна величине семейства. Категория семейства является наименьшей среди высших таксономических категорий, но в то же время и наиболее употребительной, а в практическом отношении наиболее важной из них. Название семейства образуется путем присоединения суффикса -aceae к основе названия одного из входящих в него родов, например: Lycopodiaceae (плауновые) от Lycopodium, Ranunculaceae (лютиковые) от Ranunculus, Salicaceae (ивовые) от Salix.

Высшими таксономическими категориями являются порядок, класс, отдел и царство. Разрывы между высшими категориями, подобно разрывам между родами и семействами, должны быть обратно пропорциональны размерам групп. Но так как степени разрыва между высшими категориями определить еще труднее, чем между низшими, то, чем выше таксономическая категория, тем, вообще говоря, менее объективный характер носит ее установление. Относительно наиболее объективный характер носит установление видов.

Порядок (ед. ч. ordo, мн. ч. ordines) является одной из важнейших таксономических категорий в иерархическом ряду рангов. Благодаря порядкам можно сгруппировать семейства в определенной, упорядоченной системе. Порядки объединяют одно или несколько филогенетически тесно связанных семейств, что делает всю систему более обозримой и легче запоминаемой. Благодаря наблюдающейся в настоящее время тенденции к дроблению семейств на более мелкие таксономическое значение категории порядка возрастает. Резко возросло число семейств моховидных, папоротников, хвойных и, особенно, цветковых растений. В сущности, многие современные порядки соответствуют по объему семействам прошлого столетия. Без категории порядка многочисленные семейства, особенно у цветковых растений, были бы практически чрезвычайно трудно обозримы. Название порядка происходит от названия одного из его семейств и несет окончание -ales. Для цветковых растений, число порядков которых также в последнее время сильно возросло, иногда употребляется еще категория надпорядка, объединяющая группу родственных порядков. Многие из этих надпорядков соответствуют порядкам старых авторов.

Следующей категорией в нашей таксономической иерархии является класс (ед. ч. classis, мн. ч. classes). Классы различаются между

собой значительно более резко, чем порядки. Число классов поэтому небольшое. Названия классов лучше всего производить от родового названия, желательно от такого, от которого производится название одного из порядков. Для высших растений наиболее принятым окончанием для названий классов является -opsida, для водорослей (включая цианеи) — -phyceae, а для грибов— -mycetes. Крупные и достаточно дифференцированные классы могут подразделяться на подклассы.

Классы объединяются в отделы (divisionis), которые различаются между собой наиболее фундаментальными особенностями, касающимися основных особенностей их организации и развития. Отделы соответствуют главным ветвям филогенетического древа растительного мира. Число отделов невелико. В то время как число видов растений исчисляется сотнями тысяч, число родов — десятками тысяч, число семейств — сотнями, число классов — десятками, число отделов гораздо меньше. Названия отделов водорослей и высших растений оканчиваются на -phyta, а грибов — на -mycota. Отделами являются, например, Chlorophyta (зеленые водоросли), Phaeophyta (бурые водоросли), Bryophyta (моховидные), Lycopodiophyta (плауновидные) и пр. Низшие растения объединяются в подцарство Thallobionta, а высшие — в подцарство Embryobionta (иногда их называют Cormobionta или Telomobionta). Высшей таксономической категорией является царство. Растительное царство было названо Линнеем Vegetabilia (иногда его называют Plantae). (Чаще низшие растения называют Thallophyta, а высшие — Cormophyta, но совпадение окончаний в названиях отделов и подцарств нежелательно.)

ЗНАЧЕНИЕ СИСТЕМАТИКИ

Еще сравнительно недавно среди многих, если не большей части, биологов было распространено мнение о систематике как о «старомодной», отсталой науке, которая нужна главным образом для чисто служебной, а потому второстепенной функции определения и хранения музейных коллекций. Исторически это мнение о систематике восходит еще к прошлому веку, когда систематика не достигла достаточно высокого развития, а эволюционные идеи только начинали проникать в нее. Но современную систематику уже больше нельзя рассматривать как чисто описательную науку, занятую простой каталогизацией фактов. В настоящее время систематика развивается в тесной связи с другими биологическими науками, особенно с эволюционной морфологией (включая эмбриологию и гистологию), цитологией, генетикой, биохимией, экологией и биогеографией, все шире пользуется количественными методами обработки материала и автоматизированными системами хранения и поиска информации. Более того, она суммирует и синтезирует многие результаты других биологических дисциплин и, таким образом, объединяет огромное разнообразие знаний. Этот синтез достигается в эволюционной системе организмов на всех таксономических уровнях, начиная от видового уровня и кончая уровнем царств. Поэтому систематика есть одновременно и фундамент и венец биологии, ее начало и конец.

Без систематики мы никогда не поймем жизни в ее изумительном разнообразии, возникшем в результате долгой эволюции. В связи с этим уместно повторить слова известного зоолога Э. Майра, который говорит, что «систематика есть одна из самых важных и необходимых, одна из самых активных и волнующих и одна из самых благодарных ветвей биологической науки. Я не знаю ни одного другого предмета, который учил бы нас большему о мире, в котором мы живем».

Значение систематики как фундаментальной и одновременно синтетической науки начинает сознаваться все более широкими кругами биологов и даже представителями других наук, особенно связанных с изучением экосистем. В наши дни трудно представить серьезное исследование экосистем без солидной систематической базы. Эта тесная связь экологических и систематических исследований все чаще подчеркивается в современной экологической литературе. Особенно важна для экологии внутривидовая систематика. Не менее важно значение систематики для теории эволюции, биогеографии, палеонтологии, само существование которых немыслимо без систематики, а также для генетики, сравнительной и эволюционной биохимии, физиологии, анатомии и морфологии. Из недр систематики выросла популяционная генетика, и не случайно ее создатель С.С. Четвериков был первоначально систематиком—специалистом по чешуекрылым. С другой стороны, представители молекулярной биологии все глубже проникаются идеей необходимости знания филогении организмов для понимания эволюции макромолекул. Становится все более очевидным, что значение систематики выходит далеко за рамки ее чисто служебной функции — точного определения био-

логических объектов, подлежащих изучению или практическому использованию.

В связи с усовершенствованием методов систематики за последнее время еще более возросло чисто прикладное ее значение в сельском и лесном хозяйстве, в защите растений, в ветеринарии и медицине, в разработке научных основ разумного использования природных ресурсов и особенно в охране наиболее интересных и ценных, редких и исчезающих видов организмов. Нельзя не упомянуть также культурное значение систематики, глубокое интеллектуальное и эстетическое наслаждение, которое она способна доставить не только профессионалу, но и многочисленным любителям живой природы.

МЕТОДЫ СИСТЕМАТИКИ

Систематик имеет дело прежде всего со структурами, т. е. с морфологией в широком смысле этого слова (включая изучение ультраструктур). Поэтому для нее первостепенное значение имеют орудия и методы сравнительного изучения формы и внутреннего строения (анатомии) как ныне живущих, так и вымерших растений. Широко известно, какое значение для систематики имеет микроскопическая техника, применение которой позволяет использовать данные о строении тончайших деталей внешней и внутренней морфологии организмов. В последние десятилетия особое значение для систематики приобрели данные сравнительной цитологии, причем строение не только хромосом, но и других клеточных структур. Данные сравнительной цитологии используются на всех таксономических уровнях и для решения самых разных систематических задач. Особенно большое значение они приобретают для построения общей системы организмов. Наблюдается определенная тенденция к расширению и углублению этих исследований, особенно в связи с расцветом электронной микроскопии. Применение электронного микроскопа позволяет еще более широко использовать для систематики данные морфологии спор и пыльцевых зерен, чем это было возможно раньше, когда исследователи пользовались только световым микроскопом.

Благодаря развитию электронной микроскопии возникла возможность изучения таких субмикроскопических структур (ультраструктур), о которых нельзя было мечтать в эпоху светового микроскопа. Нет сомнений, что уже в ближайшие годы электронный микроскоп станет одним из основных инструментов, используемых систематиком.

В систематику все шире внедряются генетические и экологические методы, и для решения многих вопросов систематику все чаще приходится экспериментировать — выращивать близкие виды в сходных условиях среды, скрещивать их между собой и пр.

Исключительно большое значение приобретает применение методов сравнительной биохимии растений. Для систематики имеет определенное значение изучение таких вторичных продуктов обмена веществ, как алкалоиды, флавоноиды, гликозиды, терпеноиды и пр. Но гораздо важнее для систематики сравнительное изучение первичной структуры белков, т. е. изучение порядка чередования аминокислот в белковой молекуле. Сравнительное изучение аминокислотной последовательности в белковых молекулах открывает широкие возможности перед систематикой. Очень перспективным направлением является также сравнительное изучение первичной структуры самого генетического материала, т. е. нуклеиновых кислот (ДНК и РНК). Изучение нуклеиновых кислот служит одним из наиболее прямых и объективных методов установления степени родства между систематическими группами. Для этого используется как определение нуклеотидного состава (нуклеотидной последовательности) ДНК, так и еще более перспективный метод искусственной «гибридизации ДНК» in vitro, выделенных из разных организмов.

Как для построения классификации растений, так и для более удобного и быстрого пользования уже разработанной классификации постоянно прибегают к музейным коллекциям, каталогам, индексам, перфокартам и пр. Однако с быстрым ростом объема информации возникает острая необходимость в автоматизации. Поэтому для целей систематики постепенно создаются современные информационные системы. В наше время — время бурного развития молекулярной биологии и комплексного изучения экосистем — особенно остро стоит проблема разработки и внедрения автоматизированной информационной системы с использованием новейших методов обработки данных. Как известно, подготовка любой систематической монографии, определителя или «флоры», кроме интеллектуальной, творческой работы, включает большой объем часто весьма утомительной, технической работы, которая занимает не менее двух третей всего времени. Автоматизация этой рутинной процедуры освобождает время для подлинно творческой работы.

ЧЕТЫРЕ ЦАРСТВА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Филогенетическая систематика разрабатывается на всех таксономических уровнях, от видового и подвидового до уровня высших таксономических единиц — классов, отделов (типов) и царств. В этой заключительной части главы мы остановимся на макросистеме живых существ, т. е. на самых высших их таксономических единицах — царствах и подцарствах. Вопрос этот чрезвычайно важен для всей биологии в целом и особенно для ботаники в связи с вопросом о систематическом положении бактерий, сине-зеленых водорослей и грибов.

Со времен Аристотеля биологи делят весь органический мир на растения и животных, получивших в системе Линнея латинские названия Vegetabilia и Animalia. Это традиционное деление сохранилось до наших дней и вошло почти во все учебные пособия по биологии. Между тем уже давно чувствовались недостатки такого деления, которые полностью обнаружились лишь в последние десятилетия.

Бактерии и сине-зеленые водоросли (цианеи) — две филогенетически родственные группы — резко отличаются от всех остальных живых существ (в том числе от грибов) отсутствием истинного ядра и тем, что ДНК лежит в их клетке свободно, погруженная в так называемую нуклеоплазму, которая не отделена от цитоплазмы ядерной мембраной. У них нет также митохондрий и сложных жгутиков. Жгутики у них (когда они имеются) устроены проще и имеют принципиально иное строение, чем у остальных организмов; их клеточная стенка состоит из гетерополимерного вещества муреина, которое не было обнаружено ни у одной другой группы организмов. Эти организмы называют п р о к а р и о т а м и (Procaryota — доядерные). У всех остальных организмов, как одноклеточных, так и многоклеточных, имеется настоящее ядро, окруженное ядерной мембраной и тем самым резко отграниченное от цитоплазмы. Такие организмы называют э у к а р и о т а м и (Eucaryota — ядерные). Кроме ясно дифференцированного ядра и цитоплазмы, у них имеются также митохондрии, а у многих также пластиды и сложные жгутики. Постепенно стало выясняться, что различия между прокариотами и эукариотами гораздо более глубокие и фундаментальные, чем, например, различия между высшими животными и высшими растениями (те и другие—эукариоты).

Таким образом, в системе организмов прокариоты образуют глубоко своеобразную и резко обособленную группу, которой часто придают ранг царства или даже надцарства. Это деление органического мира на прокариотов и эукариотов мало у кого вызывает возражения, и разногласия в этом вопросе могут касаться лишь таксономического ранга этих двух групп, что уже менее существенно. Гораздо сложнее обстоит дело с таксономическим подразделением эукариотов.

Эукариотов чаще всего делят на два царства — животных и растений. С царством животных дело обстоит сравнительно просто, если не считать вопроса о положении отдельных групп жгутиконосцев, в том числе эвгленовых, которых некоторые зоологи продолжают по традиции относить к простейшим животным. Гораздо сложнее обстоит дело с царством растений. Мы уже видели, что из царства растений должны быть исключены все прокариоты, в том числе цианеи (сине-зеленые водоросли), что теперь редко у кого вызывает возражения. Более спорно положение грибов в системе организмов. Хотя в учебниках ботаники грибы все еще относятся по традиции к растениям, еще в первой половине прошлого столетия известный миколог Е. Ф р и з (микология — наука о грибах) предложил выделить их в отдельное самостоятельное царство грибов, что впоследствии было принято целым рядом крупных ботаников и специалистов-микологов. В настоящее время большинство микологов считает, что происхождение грибов от какой бы то ни было группы растений чрезвычайно мало вероятно. Гораздо более вероятным признается происхождение грибов от исконно гетеротрофных, амебоидных двужгутиковых простейших, о чем писал еще в 1884 г. профессор Петербургского университета Х. Г о б и. Близость грибов к животным подтверждается современной биохимией: они обнаруживают сходство по многим чертам азотного обмена, первичной структуре цитохромов (железосодержащих протеидов, попеременно окисляющихся и восстанавливающихся в процессе клеточного дыхания) и транспортных РНК.

Таким образом, мы приходим к выводу, что органический мир состоит из четырех царств, что теперь признается уже многими. Некоторыми современными авторами выделяется еще пятое царство, которое они вслед за Э. Г е к к е л е м называют протистами (Protista). Сюда они включают низшие эукариотные организмы — простейшие животные, водоросли и примитивные низшие грибы. Но выделение царства протистов вызывает справедливые возражения многих биологов, поскольку это лишь затрудняет классификацию и создает новые проблемы.

Различия между надцарствами прокариотных и эукариотных организмов и их подразделениями (царствами и подцарствами) показаны на следующей синоптической (обзорной) таблице.

СИНОПТИЧЕСКАЯ ТАБЛИЦА ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

А. Надцарство Доядерные организмы (Procaryota). Настоящее ядро с ядерной мембраной отсутствует, и генетический материал сосредоточен в так называемом нуклеоиде. ДНК образует одну-единственную нить, замкнутую в кольцо (эта нить, называемая генофором, не является еще настоящей хромосомой, которая устроена гораздо сложнее). Типичного полового процесса нет, но обмен генетическим материалом иногда осуществляется во время других процессов, называемых парасексуальными. Центриоли и митотическое веретено отсутствуют, и деление клетки амитотическое. Лишены пластид и митохондрий. Опорным каркасом клеточной стенки служит глюкопептид муреин. Жгутиков нет, или они относительно простые. Многие представители могут фиксировать молекулярный азот. Облигатные и факультативные анаэробы и аэробы. Питание путем всасывания питательных веществ через клеточную стенку, т. е. абсорбтивное (сапротрофное или паразитное) или же автотрофное. Пищевые вакуоли отсутствуют, но нередко имеются газовые вакуоли. Сюда входит одно царство — Дробянки (Mychota). Название Mychota происходит от слова «михи», обозначающего однородные комочки хроматина, неспособного к митозу. Многие авторы употребляют малоудачное название Monera, предложенное еще Э. Геккелем для якобы безъядерного «рода» Protamoeba, который оказался всего лишь безъядерным фрагментом обыкновенной амебы.

1. *Подцарство Бактерии* (Bacteriobionta). Питание гетеротрофное или автотрофное. Хлорофилл, когда он присутствует, представлен бактериохлорофиллами. Фикоцианин и фикоэритрин отсутствуют. При фотосинтезе не происходит выделения молекулярного кислорода. Часто имеются простые жгутики. Сюда входят бактерии (включая актиномицеты, риккетсии и хламидии), микоплазмы и, возможно, вирусы.

2. *Подцарство Цианеи, или Сине-зеленые водоросли (Cyanobionta).* Питание автотрофное (фотосинтетическое). Хлорофилл представлен хлорофиллом *a*. В качестве дополнительных фотосинтезирующих пигментов присутствуют фикоцианин и фикоэритрин, принадлежащие к группе так называемых билипротеинов. При фотосинтезе происходит выделение молекулярного кислорода. Жгутики отсутствуют. Сюда входят цианеи (сине-зеленые водоросли).

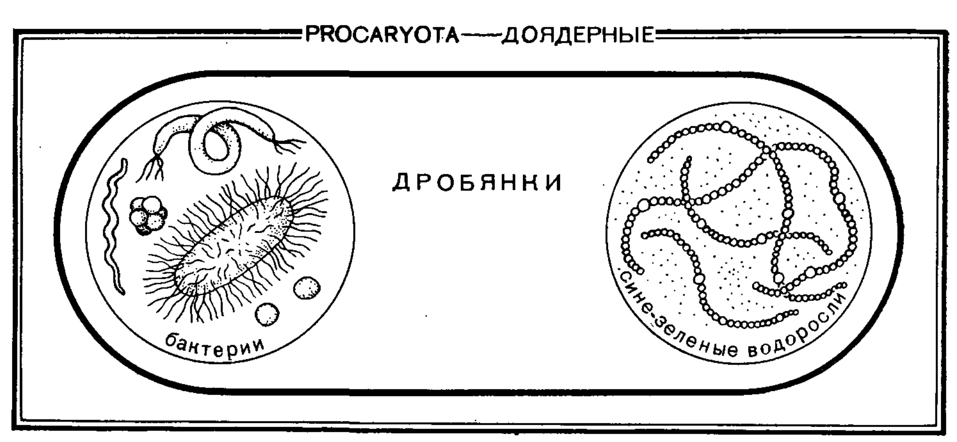
Б. Надцарство Ядерные организмы (Eucaryota). Организмы с настоящим ядром, окруженным ядерной мембраной. Генетический материал ядра заключен в хромосомах — очень сложных образованиях, состоящих из нитей ДНК и белков. Есть типичный половой процесс (с чередующимся слиянием ядер и редукционным делением), иногда апомиксис (размножение без оплодотворения, но при наличии половых органов, как, например, партеногенез). Имеются центриоли и митотическое веретено, деление клетки митотическое. Имеются пластиды, митохондрии и хорошо развитая эндоплазматическая мембранная система. Жгутики или реснички, когда они имеются, сложного строения, состоящие из 9 парных (или тройных) трубчатых фибрилл, расположенных по периферии чехла, и 2 одиночных центральных, также трубчатых, фибрилл. Не могут фиксировать атмосферный азот. Аэробы или редко вторичные анаэробы. Питание абсорбтивное (путем всасывания через клеточную стенку), автотрофное или так называемое голозойное, когда пища заглатывается и переваривается внутри организма. Имеются пищевые вакуоли. Сюда входят три царства — животные (Animalia), грибы (Mycetalia) и растения (Vegetabilia).

В отличие от растений животные и грибы представляют собой гетеротрофные, притом первично гетеротрофные организмы. (Среди растений также встречаются гетеротрофные формы, но во всех случаях гетеротрофность у них вторичная.) Снаружи от плазматической мембраны их клеток нет дополнительной плотной клеточной стенки или она состоит из хитина, редко из целлюлозы. Запасные углеводы обычно в форме гликогена (животного крахмала).

I. Царство Животные **(Animalia).** Плотная клеточная стенка обычно отсутствует. Питание преимущественно голозойное, с проглатыванием пищи внутрь животного, но у некоторых представителей оно абсорбтивное. Размножение и расселение без помощи спор (за исключением некоторых простейших из класса Sporozoa). Активно подвижные организмы, иногда прикрепленные (вторичные формы).

II. Царство Грибы **(Mycetalia, Fungi,** ***или*** **Mycota).** Плотная клеточная стенка ясно выраженная (обычно содержит хитин, редко целлюлозная), реже в виде мембраны. Питание обычно абсорбтивное, редко голозойное. Размножение и расселение при помощи спор. Обычно прикрепленные организмы с неограниченным ростом.

1. Подцарство Низшие грибы (Myxobionta). Вегетативная фаза состоит из плазмодия (многоядерной голой подвижной протоплазматической массы, лишенной клеточных стенок) или псевдоплазмодия (агрегата голых одноядерных амебоидных клеток, сохраняющих свою индивидуальность). Способны как к голозойному, так и абсорбтивному питанию. Жгутиконосные клетки, когда они имеются, обычно несут



EUCARYOTA–ЯДЕРНЫЕ

ЖИВОТНЫЕ
простейшие
многоклеточные животные

ГРИБЫ
низшие грибы
высшие грибы

РАСТЕНИЯ
багрянки
настоящие водоросли
высшие растения

Рис. 39. Схема классификации живых организмов, или четыре царства органического мира.

Толстой линией обозначены *царства;* двойной линией — *надцарства;* в кругах — *подцарства.*

два неодинаковых по длине жгутика. Споры в спорангии (вместилище спор) обычно многочисленные. Включает отдел Слизевые грибы (Myxomycota).

2. Подцарство Высшие грибы (Mycobionta). Плазмодий или псевдоплазмодий отсутствует. Вегетативная фаза состоит из нитей (гиф) или клеток с ясно выраженной клеточной стенкой. Питание только абсорбтивное. Жгутиконосные клетки, когда они имеются, с одним или двумя жгутиками, причем двужгутиковые формы всегда с одним бичевидным и одним перистым жгутиком. Включает отдел Настоящие грибы (Eumycota).

III. Царство Растения **(Vegetabilia, или Plantae).** Автотрофные организмы или иногда вторичные гетеротрофы. Клетки с плотной стенкой, состоящей обычно из целлюлозы, редко из хитина. Запасные вещества откладываются в форме крахмала.

1. Подцарство Багрянки (Rhodobionta). Растения с хлорофиллом *a* и иногда также с хлорофиллом *d*, но без хлорофиллов *b* и *c*. Жгутики отсутствуют. Центриоли отсутствуют или внутриядерные. Имеются дополнительные фотосинтезирующие пигменты — фикоцианин и фикоэритрин (сходство с цианеями). Основными запасными веществами являются хлоридозид (состоит из одной молекулы галактозы и одной молекулы глицерина) и особый крахмал багрянок.

Все остальные растения с хлорофиллом *a* и *c* или *a* и *b*, но без хлорофилла *d*. Жгутики и центриоли имеются или отсутствуют (результат редукции). Билиновые протеины обычно отсутствуют. Запасные вещества различного типа, но не бывают ни флоридозидом, ни крахмалом багрянок.

2. Подцарство Настоящие водоросли (Phycobionta). Гаметангии (половые органы) и спорангии (органы спороношения) одноклеточные или отсутствуют. Зигота обычно не превращается в типичный многоклеточный зародыш. Растения без эпидермы и устьиц и без стелы (проводящего цилиндра).

3. Подцарство Высшие растения (Embryobionta). Гаметангии и спорангии многоклеточные или гаметангии редуцированы. Зигота превращается в типичный многоклеточный зародыш. Растения с эпидермой и устьицами и большей частью со стелой.

Деление органического мира на 4 царства, в целом достаточно обоснованное с эволюционной точки зрения, все еще не легло в основу систем классификации, принятых в справочных и учебных пособиях и учебниках. Поэтому редакция настоящего издания предпочла следовать обычному, более широкому пониманию растительного царства, с включением в него бактерий, сине-зеленых водорослей и грибов. Это, несомненно, имеет свои удобства, так как технически было бы трудно разбить все издание на три самостоятельных — «Жизнь дробянок», «Жизнь грибов» и «Жизнь растений». Однако читатель должен быть в курсе современных течений мысли, и мы сочли поэтому необходимым дать изложение одного из новейших вариантов современной общей системы организмов, иллюстрированной наглядной схемой (рис. 39).

В основу же нашего издания редакцией положена следующая схема классификации:

I. Низшие растения

1. Отдел Бактерии (Bacteriophyta).
2. Отдел Сине-зеленые водоросли, или Цианеи (Cyanophyta).
3. Отдел Пиррофитовые водоросли (Pyrrophyta).
4. Отдел Золотистые водоросли (Chrysophyta).
5. Отдел Диатомовые водоросли (Bacillariophyta).
6. Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta).
7. Отдел Красные водоросли (Rhodophyta).
8. Отдел Желто-зеленые водоросли (Xanthophyta).
9. Отдел Эвгленовые водоросли (Euglenophyta).
10. Отдел Зеленые водоросли (Chlorophyta).
11. Отдел Харовые водоросли (Charophyta).
12. Отдел Слизевики (Myxophyta).
13. Отдел Грибы (Mycophyta).
14. Отдел Лишайники (Lichenophyta).

II. Высшие растения

1. Отдел Риниевые, или Псилофиты (Rhyniophyta).
2. Отдел Моховидные (Bryophyta).
3. Отдел Псилотовые (Psilotophyta).
4. Отдел Плауновидные (Lycopodiophyta).
5. Отдел Хвощевидные (Equisetophyta).
6. Отдел Папоротниковидные (Polypodiophyta).
7. Отдел Голосеменные (Pinophyta, или Gymnospermae).
8. Отдел Цветковые, или Покрытосеменные (Magnoliophyta, или Angiospermae).

РАСТЕНИЕ И СРЕДА

Жизнь растения, как и всякого другого живого организма, представляет сложную совокупность взаимосвязанных процессов; наиболее существенный из них, как известно, **обмен веществ** с окружающей средой. Среда является тем источником, откуда растение черпает пищевые материалы, затем перерабатывает их в своем теле, создавая такие же вещества, как те, из которых состоит тело растения,— совершается усвоение почерпнутых из среды веществ, их **ассимиляция**. Одновременно с этим процессом в организме совершается разрушение составных частей тела; разложение их на более простые. Этот противоположный процесс называют **диссимиляцией**. Ассимиляция, диссимиляция, неразрывно связанное с ними поступление веществ из окружающей среды и выделение в среду ненужных, отработанных — все это и есть обмен веществ. Следовательно, обменные явления тесно связывают организм растения со средой. Связь эта двоякая. Во-первых, растение оказывается зависимым от среды. В среде должны быть все необходимые для жизни растения материалы. Недостача, тем более отсутствие той или иной категории пищевых материалов должны привести к замедлению или даже прекращению жизненных явлений, к смерти. Во-вторых, поглощая из среды питательные вещества и выделяя в среду продукты своей жизнедеятельности (например, в форме опадающих листьев, омертвевших поверхностных слоев коры и т. п.), растение изменяет окружающую его среду. Следовательно, не только растение зависит от среды, но и среда всегда в какой-то мере зависит от растений.

Изменения среды растениями связаны не только с внесением в нее продуктов обмена веществ, но и с той физической работой, которую осуществляет растение. Когда корни растения внедряются в почву, они производят механическую работу разрушения или местного уплотнения субстрата. Работа, производимая растением, не ограничивается механическим воздействием на субстрат. В сущности, все физиологические функции растения представляют определенные формы работы. Это подводит к представлению о связях между растениями и средой и в ином плане: всякая работа связана с затратой энергии. Но энергия, как известно, «не исчезает и не творится вновь». Поэтому если растение расходует энергию, то, очевидно, оно должно откуда-то ее получать.

Источником энергии для растений, содержащих хлорофилл, служит лучистая энергия света, за счет которой растение строит органическое вещество, содержащее как бы законсервированную энергию. У растений, не имеющих хлорофилла, например грибов, источником энергии служит органическая пища, т. е. либо само созданное зеленым растением органическое вещество, либо оно же, но в форме, уже измененной другими организмами.

Энергия, в той или иной форме поступающая в растения, претерпевает в нем сложные изменения, выделяясь в конечном счете в окружающую среду. Можно сказать, что связь между растением и средой не ограничивается обменом и преобразованием веществ — параллельно этому совершается и энергетический обмен.

Среда жизни растения неоднородна, в составе ее можно отличить много компонентов, тесно связанных друг с другом. Каждый из элементов среды, оказывающий воздействие на организм, называют *экологическим фактором*. Разнообразие экологических факторов можно объединить в две категории: факторы биотические и факторы абиотические.

Факторы биотические — это организмы, окружающие данное растение. Они могут влиять на растение двояко. Очень часто мы встречаемся с тем, что организмы, окружающие данное растение, изменяют физическую среду жизни растения, влияя на ее температурный режим, на влажность воздуха, на освещенность и пр. Кроме такого опосредствованного воздействия, передаваемого через среду влияния, биотические факторы оказывают и непосредственное воздействие. Так, многие животные питаются определенными органами растений и целыми растениями (травоядные животные, паразиты из животного и растительного мира). В других случаях живые организмы оказываются более или менее полезными, способствуя оплодотворению растений (опылители), а также распространению семян. Биотические факторы обычно находятся в сложных взаимных связях.

Часто бывает так, что влияние, например, какого-нибудь животного на данное растение осуществляется через целую цепь живых звеньев. Птица, уничтожая насекомых-опылителей, может повлиять на возникновение и численность потомства данного растения.

Факторы абиотической группы, подобно биотическим, тоже находятся в определенных взаимодействиях. Например, при отсутствии воды элементы минерального питания, находящиеся в почве, становятся недоступными растениям; высокая концентрация солей в почвенном растворе затрудняет и ограничивает поглощение растением воды; ветер усиливает испарение и, следовательно, потерю растением воды; повышенная интенсивность света связана с повышением температуры среды и самого растения. Подобного рода связей известно много, иногда при ближайшем исследовании они оказываются очень сложными.

Изучая взаимоотношения между растениями и средой, нельзя противопоставлять биотические и абиотические компоненты среды, представлять эти компоненты самостоятельными, изолированными друг от друга; наоборот, они тесно связаны, как бы взаимопроникают друг в друга.

Так, пожизненные остатки всех растений (и животных), попадая в субстрат, изменяют его (влияние биотическое), привнося, например, элементы минерального питания, находившиеся в связанном состоянии в теле организмов; за счет этих элементов (влияние абиотическое) в какой-то степени возрастает плодородие субстрата, а это отражается на количестве растительной массы, т. е. в усилении биотического компонента среды (фактор биотический). Подобный простой пример показывает, что и биотические и абиотические факторы теснейшим образом переплетаются. Таким образом, окружение каждого растения рисуется как единство, как целостное явление, называемое *средой*.

Исследование среды и отдельных ее элементов составляет одну из важнейших задач ботаники. Сведения о роли каждого из факторов в жизни растения, в образовании им растительной массы и отдельных продуктов можно использовать для направленного воздействия на растения.

Но выявить значение отдельных факторов не всегда просто. Решение такой задачи облегчается при установлении некоторых общих закономерностей. Укажем две наиболее общие закономерности.

Первая носит название *закона относительного действия факторов* и формулируется так: относительное действие фактора тем больше, чем больше этот фактор приближается к минимуму по сравнению с прочими. Относительное влияние фактора падает с повышением его интенсивности и приближается в области максимума к нулевому значению. Содержание этого закона сводится к следующему: если растение достаточно обеспечено каким-нибудь фактором, необходимым для жизни, например водой, то усиление водоснабжения хотя и может дать некоторый эффект, но этот эффект будет незначительным по сравнению с эффектом от увеличения напряженности фактора, который находится в состоянии, близком к минимуму.

Эта закономерность первоначально была установлена для обеспеченности растения элементами минерального питания, но позднее распространена и на другие, химические и физические, факторы.

Минимальное значение фактора — это такая напряженность фактора, которая приближается к пределу выносливости растения или переходит этот предел.

Закон относительного действия факторов позволяет путем наблюдения за растением в различных местообитаниях с известной вероятностью определить, напряженность каких факторов и в каких местах близка к минимуму и имеет ли она здесь решающее значение для растения. Точное же выявление факторов минимальной напряженности требует экологического и даже физиологического эксперимента.

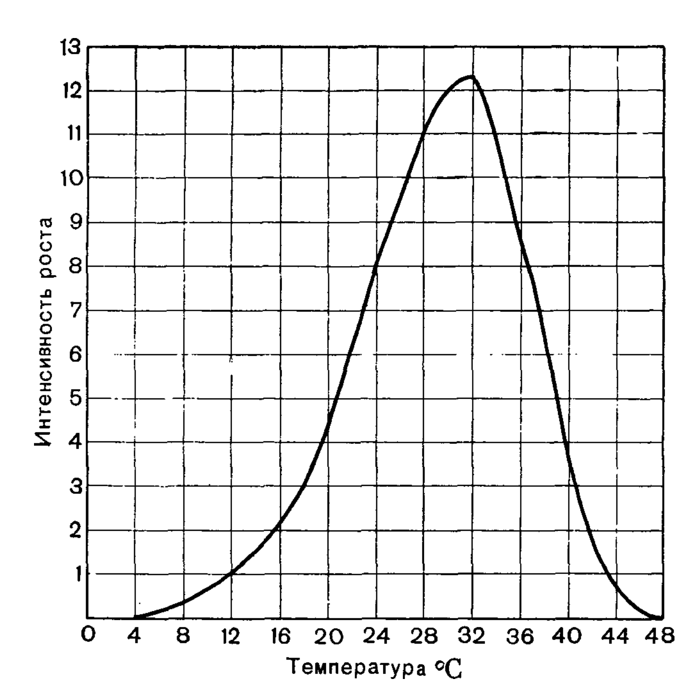


Рис. 40. Рост проростков кукурузы при различных температурах.

Вторая закономерность, важная для понимания значения отдельных факторов для растения, состоит в том, что возрастание напряженности фактора, начиная с его предельно малого значения, вызывает сначала повышение эффекта, а затем, после достижения некоторой степени напряженности, дальнейшее ее нарастание оказывает отрицательное влияние, что приводит в итоге ко второму пределу выносливости растения. То же относится и к зависимости отдельных функций от факторов.

Сущность этой закономерности сводится к тому, что по отношению к любому фактору существуют наименьшая (минимальная) и наибольшая (максимальная) его напряженности, начиная с которых и за пределами амплитуды, определяемой ими, существование организма (или существование отдельных его функций) невозможно. Между минимальной и максимальной напряженностями есть некоторая наилучшая (оптимальная) для растений (или для изучаемой функции его) напряженность, соответствующая наилучшему для растения состоянию или наибольшему эффекту рассматриваемой функции. Поясним это простым примером. Начиная с крайнего недостатка воды в почве, при котором, однако, растение может еще существовать, возрастание влажности почвы будет благоприятно отражаться на растении, но, начиная с некоторой достаточно высокой ступени оводненности почвы, дальнейшее, еще большее увлажнение неблагоприятно отразится на растении.

По отношению к отдельной функции организма эта закономерность вполне ясна. Так, на рисунке 40 показана интенсивность роста проростков кукурузы в зависимости от температуры. Наибольшая интенсивность роста в данном случае достигается при 30—32° С, а амплитуда температур, при которых возможен рост проростков, определяется минимальной температурой +4° и максимальной +48° С.

Изучение влияния напряженности факторов на отдельные функции растения показывает, что иногда оптимальная напряженность фактора не может быть оптимальной для организма растения в целом. Например, для оптимальной температуры дыхания выяснено, что по крайней мере в частных случаях она оказывается сублетальной (почти смертельной). Из этого следует, что оптимум отдельных функций не обязательно совпадает с оптимальной для организма в целом напряженностью фактора. Кроме того, оптимальные напряженности факторов часто не совпадают друг с другом. Например, оптимумы для фотосинтеза и дыхания обычно характеризуются различными температурами. Чем же определяется оптимальное состояние организма растения в целом? Однозначный, т. е. для всех растений применимый и всеми принимаемый, ответ на этот вопрос не получен. Однако во многих случаях можно воспользоваться показателями уклонений условий от оптимальных и таким образом очертить круг условий, приближающихся к оптимальным. Если в каких-то условиях наблюдается подавленность какой-нибудь важной сферы деятельности растения, то можно считать, что эта среда не обеспечивает растению наилучших условий существования. Так, например, отсутствие цветения или плодоношения, или резкое снижение (по сравнению с возможным) обилия цветков, плодов, семян, или угнетенный вид вегетативных органов, или устойчивое отсутствие проростков и молодых растений, или, наконец, снижение численности сравнительно с достижимой для данного растения в других условиях и тому подобное — все это можно считать выражением того, что в данном месте растение не находит себе наилучших условий. Определяя таким образом круг конкретных местообитаний, представляющих приближение условий к оптимальным, надо иметь в виду, что этот прием приводит к определению совокупности факторов (а не отдельного фактора), действующих взаимосвязанно на растение.

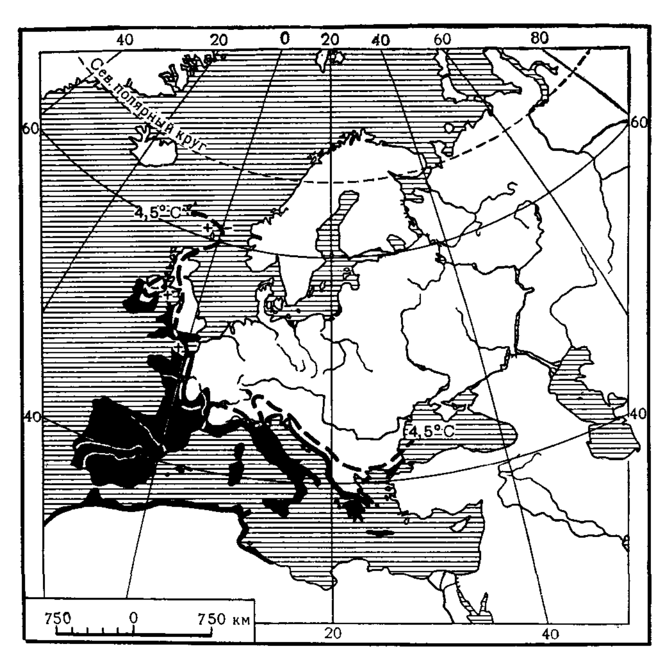
Выявлению влияния отдельных факторов способствуют некоторые географические данные.

Наблюдение за распространением растений показывает, что границы распространения иногда хорошо совпадают с некоторыми климатическими показателями. На карте 1 показана граница распространения одного из видов марены (Rubia peregrina) в Западной Европе. Эта граница хорошо совпадает с январской изотермой +4,5° С. В данном случае изотерма января, вероятно, определяет тот минимум среднемесячной температуры, при котором и выше которого может существовать данный вид марены. Еще более возможна обусловленность границы распространения в Европе вечнозеленого жестколистного кустарника падуба (Ilex aquifolium, карта 2). Его восточная граница проходит близко к январской изотерме 0° С и к линии, соединяющей пункты, в которых максимальная суточная температура выше 0° С наблюдается в течение по крайней мере 345 дней в году. В этом случае связь растения с тепловым фактором еще более вероятна.

Но в подобных случаях всегда все-таки остается сомнение в том, что именно данный фактор, а не какой-нибудь сопряженный с ним является прямой причиной ограничения области естественного распространения интересующего нас растения.

В таблице (справа) дано размещение коэффициента влажности на Восточно-Европейской равнине. Коэффициент влажности равен отношению количества осадков к показателю испарения. Таблица показывает, что к югу от южной границы ели, в лесостепной зоне, коэффициент влажности не превышает 15,0 и почти в $^2/_3$ (64,5%) случаев характеризуется величинами 5,1—10,0. К северу от северной границы распространения ели во всех пунктах этот коэффициент более 25. На самой территории распространения ели в 77% пунктов коэффициент влажности изменяется в пределах от 10 до 20.

Из данных таблицы видно, что в пределах своего ареала ель преимущественно (77% точек) тяготеет к коэффициентам влажности от 10 до 20, а не к наиболее низким (5,1—10,0) и не к наиболее высоким (>25) значениям этой величины. Казалось бы, на основании этих данных можно было уверенно сказать, что граница ели и на севере и на юге определяется влажностью. В действительности такое категорическое заключение, по крайней мере относительно северной границы, неосторожно. Дело в том, что северная граница ели совпадает также с июльской изотермой +10° С. Очевидно, считать северную границу этой древесной породы, обусловленной только слишком высокой влажностью, нельзя; вероятно, существенным фактором является и температура. И нет ничего невероятного в том, что на севере



Карта 1. Распространение чужеземной марены в зависимости от температуры января.

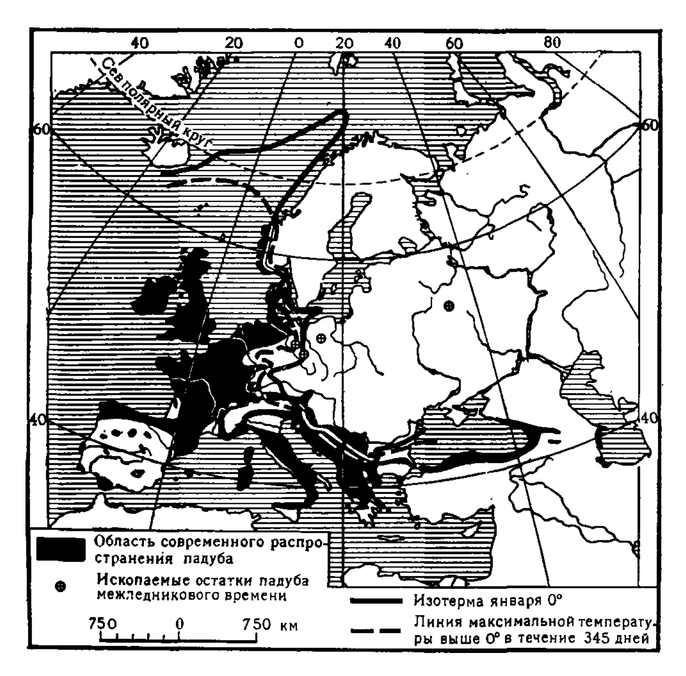
высокие значения коэффициента влажности обусловливаются не столько количеством осадков, сколько низкими температурами и сами по себе, может быть, не создают препятствия расселению ели.

Совпадение границ растений с так называемыми «вегетационными линиями» только в некоторой степени ориентируют наблюдателя в зависимости растения от отдельных факторов среды.

Немало дают и наблюдения за распределением интересующего исследователя вида в пределах ареала по разным местообитаниям, в осо-

Коэффициент влажности (частота, %) на Восточно-Европейской равнине в пределах ареала ели и смежных с ним территорий

Коэффициент влажности / Территории	<5	5,1—10,0	10,1—15,0	15,1—20,0	21,1—25,0	>25
Севернее ареала ели	—	—	—	—	—	100
В пределах ареала ели	—	10,2	59,0	18,0	7,7	5,1
Южнее ареала ели	13,0	64,5	22,6	—	—	—



Карта 2. Зависимость распространения остролистного падуба от некоторых температурных условий.

бенности если условия заметно меняются на небольших расстояниях. Так, очень часто на склонах одни растения почти исключительно растут в верхней, другие в нижней части склона, а третьи занимают его середину. Нередко удается легко установить, что в этих местах меняются некоторые существенные жизненные условия: в частности, влажность почвы возрастает на склоне, как правило, по направлению сверху вниз. Исследователь принимает в качестве рабочей гипотезы следующее: растения, обитающие внизу склона, более влаголюбивы, чем растения, занимающие верхние участки, а наверху произрастают растения более суховыносливые. Затем дальнейшими наблюдениями исследователь подтверждает эту гипотезу или отказывается от сделанного предположения.

Наконец, в случае необходимости отношение растения к тому или иному фактору среды можно точно определить экспериментально.

Отношение различных растений к отдельным факторам и к их совокупности, как видно из приведенных примеров, коррелятивно связано с размещением растений по поверхности Земли как в широком географическом масштабе, так и в малом — топографическом.

Поэтому, находя растение, отношение которого к некоторым факторам уже выяснено, по присутствию этого растения, по состоянию его особей и по их численности можно достаточно уверенно судить о растительных условиях данного места.

Подобного рода сведения сначала (главным образом в XIX в.) имели сугубо частный характер и относились к растениям, связанным, например, с наличием в почве тех или иных химических элементов и их соединений в необычно большом количестве. Такие растения позднее стали называть **индикаторами**. Индикационные свойства растений стали использовать более широко, например для характеристики местообитаний по степени их влажности, минерального богатства и т. д., разделяя каждый такой признак местообитания на большое число градаций: от низкого увлажнения к высокому, от малого содержания солей к большому и т. п.

Растения-индикаторы и целые сообщества растений оказались пригодными для констатации содержания некоторых ценных ископаемых не только в почве, но и глубоко под ее поверхностью, что, в свою очередь, привело к возможности использования экологических данных в далекой от ботаники области — в геологических и гидрологических исследованиях при составлении литологических карт, при установлении глубины залегания и химического состава грунтовых вод, при выявлении участков со значительной битуминозностью грунта и почвы. С помощью растений удается даже улавливать и фиксировать на картах линии тектонических нарушений.

Абиотические факторы делят на три группы — климатические, эдафические (почвенно-грунтовые) и орографические (связанные со строением земной поверхности). Первые две группы объединяют факторы, непосредственно своим влиянием определяющие те или иные стороны жизнедеятельности растения. Орографические факторы в основном выступают в роли видоизменяющих влияние прямодействующих.

Среди климатических факторов важное место в жизни растений занимают свет и тепло, связанные с лучистой энергией солнца; вода; состав и движение воздуха. Атмосферное давление и еще некоторые явления, входящие в понятие климата, существенного значения в жизни и распределении растений не имеют.

Свет и тепло поступают на Землю от Солнца. Энергетический поток, проходя через атмосферу, ослабляется, причем наиболее ослабевает ультрафиолетовый участок спектра. Ослабление потока солнечной энергии зависит от толщи атмосферы, которую проходят солнечные лучи, а следовательно, от географической широты, сезона и времени суток. Очень важно иметь в виду, что количество энергии, получаемое единицей земной поверхности, зависит от угла наклона поверхности, воспринимающей энергетический поток. Расчеты показывают, что на широте Ленинграда (60° с. ш.)

южный склон крутизной 20° получает несколько большее количество солнечной радиации, чем горизонтальная поверхность на широте Харькова (50° с. ш.). В то же время на широте Харькова северный склон, имеющий крутизну 10°, получает меньшее количество солнечной радиации, чем горизонтальная поверхность на широте Ленинграда.

Поток энергии, достигающий твердой и водной оболочек Земли (литосферы и гидросферы), качественно отличен от того, который вступает в верхние разреженные слои атмосферы. От всей ультрафиолетовой радиации на земную поверхность попадают только сотые и тысячные доли калорий на 1 *см*² в минуту, и здесь вовсе не обнаруживаются лучи с длиной волны 2800—2900 Å, в то время как на высоте 50—100 *км* ультрафиолетовая радиация содержит еще весь диапазон волн, включая и самые короткие.

Лучи с длиной волны от 3200 до 7800 Å, охватывающие видимую (человеком) часть спектра, составляют лишь небольшую часть потока солнечной энергии, достигшей поверхности Земли.

Свет. Значение света определяется его участием в питании хлорофиллсодержащих растений. Свет поглощается хлорофиллом и используется на построение первичного органического вещества (фотосинтез). Кроме того, свет оказывает некоторое формообразующее воздействие на растения. Этому фактору принадлежит также существенная роль в достижении растениями цветения и плодоношения. В некоторых случаях свет оказывается существенным фактором прорастания семян.

Не весь поток солнечной энергии, падающей на зеленые части растения, усваивается ими. Некоторая часть лучей пропускается через листья, другая отражается. Эффект фотосинтеза зависит от силы света и выражается характерной кривой (рис. 41), показывающей, что одинаковые прибавки освещенности вызывают разное приращение эффекта фотосинтеза: большее при малом освещении и малое при большом. Разные растения неодинаково реагируют на изменение освещенности. В растениях, обычно обитающих в тени, фотосинтез быстрее достигает той интенсивности, после которой дальнейшее повышение освещенности почти не отражается на результатах фотосинтеза. Наоборот, светолюбивое растение с увеличением освещенности продолжает, хотя и медленно, наращивать усвоение углекислого газа.

Общее количество света убывает от низких географических широт к высоким, но в том же направлении возрастает освещенная часть суток, а также доля рассеянного света, преимущественно используемого в фотосинтезе. В результате, принимая во внимание, что коэффициент использования света невелик (1—3%), разница в световых ресурсах средних и высоких широт незначительна. Подсчеты показывают, что световые условия фотосинтеза на широте Шпицбергена достаточны, чтобы растения могли производить столько же растительной массы, что и в средней части СССР. Малая продуктивность северной растительности объясняется не недостатком света, а недостатком тепла.

Повышенное содержание рассеянной радиации в высоких широтах объясняется высокой влажностью воздуха. Но такое положение существует и в других местах, в частности в приэкваториальной полосе. Здесь не раз отмечалась более низкая (общая) радиация, чем в умеренных широтах, что, вероятно, следует отнести за счет высокого содержания водяных паров. Таким образом, и в приэкваториальной полосе доля рассеянной радиации велика, но здесь она сочетается с благоприятными тепловыми условиями.

Значительные различия в условиях освещения наблюдаются между нижними и верхними поясами гор. В высокогорьях (по сравнению с соседними равнинами) общая радиация повышается в 2 раза и более, но это относится главным образом к прямому свету; рассеянное освещение остается на том же уровне или даже на более низком, чем на равнине. Кроме того, на горах освещенность возрастает еще за счет отражения света вблизи снега; поэтому альпийские растения, если они способны фотосинтезировать при низких температурах, оказываются в благоприятных световых условиях. В условиях высокогорий радиация богата ультрафиолетовыми лучами, влияние которых вообще вредно: по данным опытов, производимых в специальных камерах, под влиянием лучей с длиной волны 2800—3200 Å большинство растений гибнет, кроме некоторых высокоальпийских, которые, однако, также испытывают угнетение в этих условиях (табл. 13).

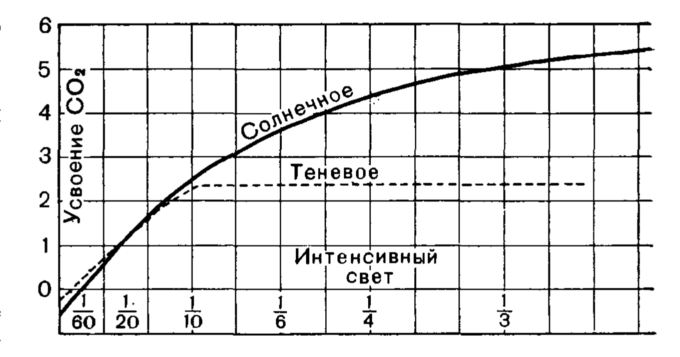


Рис. 41. Кривая усвоения CO_2 световыми и теневыми растениями.

Не менее специфичные световые условия создаются в тени. Будет ли затенение создано кронами деревьев или густым травостоем, под сомкнутым пологом более высоких растений светоснабжение всегда пониженное вследствие отражения и поглощения части светового потока совокупностью более высоких растений. Поэтому у самой поверхности почвы освещение всегда бывает более слабым, чем на поверхности растительности. Здесь, в затенении, если и поселяются какие-нибудь автотрофные растения, то только такие, которые могут довольствоваться ничтожными порциями световой энергии. В данном случае абиотический фактор (свет) преобразуется вследствие использования его более высокими растениями. Под пологом высоких растений свет не только ослабевает, но и качественно изменяется. Специальные исследования показали, что внутри леса световой спектр имеет два максимума — в красных (7100 Å) и второй, меньший, в зеленых (5500 Å) лучах. В лесу, следовательно, имеется «красно-зеленая тенистость». Почти весь свет в лесу рассеянный; прямое излучение проникает в виде неустойчивых бликов, меняющих свое положение в зависимости от высоты стояния солнца, сомкнутости крон, степени подвижности воздуха.

Из этого следует, что в лесу создается своеобразный световой климат, отличный от такового на открытых местах. Исследование поглощения света теневыми листьями показало, что кривые поглощения энергии соответствуют распределению ее в лесу.

Заметное ослабление силы света наблюдается также и в водной среде. Растения, погруженные в воду, никогда не получают свет, соответствующий его напряженности на соседнем, открытом месте. В зависимости от прозрачности воды и других обстоятельств убывание силы света в воде может идти в разном темпе, что в большой степени зависит от степени прозрачности (мутности) воды. Можно для примера указать, что в Средиземном море на глубине 1 *м* освещенность убывает до 82%; до глубины 5 *м* доходит свет, ослабленный более чем вдвое (45%); на глубине 30 *м* этот показатель сокращается еще в 10 раз (4,5%); на глубине 120 *м* освещенность составляет только 0,5% ($^1/_{200}$) от освещенности на поверхности. Эти данные сопоставимы с данными освещенности тенистых лесов. Так, кислица в еловых лесах может жить при освещенности, равной $^1/_{200}$ от полного солнечного освещения, а в дождевых тропических лесах Суматры находили нормально растущие растения при освещенности, равной $^1/_{500}$ и даже (споровые растения) при $^1/_{1000}$ и $^1/_{2000}$ от полной. Ослабление освещения на глубине ставит водные растения в положение, аналогичное положению растений леса. Следовательно, погруженные водные растения — растения теневые.

Но световая обстановка их жизни отлична от «красно-зеленой» в тенистых лесах. В воде тенистость «зелено-голубая».

Изменение цветности освещения с глубиной в известной степени отражается на окраске глубинных водорослей. Некоторым из них свойственно усиление интенсивности зеленой окраски (увеличение содержания хлорофилла); другим же помогает окраска, дополнительная к цветности освещения, например окраска красных водорослей.

Надо упомянуть также и особенности освещения в пещерах, в глубоких расщелинах и т. д., во внутренние части которых не могут проникать прямые лучи солнечного света. Освещенность здесь может быть крайне низкой, составляя иногда ничтожную долю освещенности рядом находящихся открытых мест. Иногда внутри пещер освещенность составляет всего $^1/_{1000}$—$^1/_{2500}$ от полного солнечного освещения. Тем не менее и при этих условиях обнаружены хлорофиллсодержащие растения! Проникать в столь затененные места, очевидно, могут далеко не все растения. Наблюдается следующее: способность проникновения растений в практически неосвещаемые глубины пещер, трещин и т. п. убывает в порядке водоросли — мхи — папоротники — семенные растения. Возможно, это отчасти объясняется тем, что водоросли, предростки мхов, иногда сами мхи и заростки папоротников практически состоят только из клеток, содержащих хлорофилл. Им не приходится расходовать продукты фотосинтеза на построение бесцветных частей тела и дыхание. Но, кроме того, у таких «сумеречных» растений должна быть особая способность к усвоению света столь ничтожной напряженности.

Нельзя не отметить и то, что свет малой напряженности может проникать в песчаные и трещиноватые почвы до глубины в несколько сантиметров, что позволяет поселяющимся здесь водорослям существовать за счет фотосинтеза. На влажных песчаных морских побережьях и пустошах на глубине нескольких миллиметров от поверхности можно найти слой сине-зеленых водорослей, которые своими слизистыми покровами склеивают песчинки, образуя тонкую, но плотную пленку. Можно было бы привести еще немало примеров подобного рода.

Разнообразие световых условий усугубляется еще и тем, что использование света как источника энергии в одних географических условиях возможно круглый год, в других ограничивается более или менее краткими сезонами.

Столь разнообразная световая среда, очевидно, может быть использована растениями, различно относящимися к свету.

Для приблизительной ориентировки в разнообразии растений по их отношению к свету, в основном к освещенности, пользуются показателем **светового довольствия**. Эта величина представляет отношение освещенности в месте, где живет растение, к освещенности на открытом (незатененном) месте. Пользуясь численной характеристикой светового довольствия, можно определить для каждого растения среднее ($\alpha_{ср}$), минимальное (α_{min}) и максимальное (α_{max}) значения светового довольствия, т. е. определить световую амплитуду растения.

На основании таких данных различают следующие три категории растений:

1. Виды, которые почти исключительно живут на незатененных местах. $\alpha_{ср} = 1$; световая амплитуда растений очень мала, так как α_{max} почти не отличается от α_{min}. Таковы растения пустынь, степей, тундр, безлесных горных вершин и т. п. Это **гелиофиты** (от греч. «гелиос» — солнце, «фитон» — растение).

2. Виды, которые могут жить при полном солнечном освещении, но переносят и некоторое затенение. У них всегда имеется различие между максимальным и минимальным значениями светового довольствия. $\alpha_{max} = 1$, α_{min} различно для разных видов. Отношение этих растений к освещенности может различаться в зависимости от возраста. В молодом, нецветущем состоянии растения часто способны переносить большее затенение, чем в возрасте плодоношения. К этой группе относятся многие растения, обычно произрастающие на лугах, ряд опушечных и даже некоторые типичные степные растения. Растения этой группы называют **факультативными гелиофитами**.

3. Виды, которые в природе никогда не растут на открытых местах; $\alpha_{max} < 1$, α_{min} всегда невелико, как правило, меньше, чем у факультативных гелиофитов. Примерами могут служить ветреница дубравная, яснотка крапчатая, сочевичник весенний и другие лесные растения. Растения этой группы называют **скиофитами** (от греч. «скиа́» — тень) или **сциофитами**.

Эти три категории растений, конечно, нерезко разграничены. Кроме того, не всегда произрастание растения в освещенных (или затененных) местах свидетельствует об их действительной потребности в свете. Бывает, что растение довольствуется менее подходящими условиями из-за их вытеснения конкурентами с мест, более благоприятных для них по освещенности. Наконец, сама потребность в свете может измениться у одного и того же растения в разной климатической обстановке или при разных почвенных условиях.

Тем не менее в целом выделение этих трех групп вполне оправдано, так как по крайней мере два из них — **гелиофиты** и **скиофиты** — характеризуются достаточно определенными различиями. Если гелиофиты, или световые растения, слабо переносят затенение, то скиофиты, или теневые, переносят его хорошо. Световые растения достигают наибольшей интенсивности фотосинтеза при полном освещении, в то время как у теневых предельная интенсивность фотосинтеза отмечается при малой освещенности (рис. 41). Различаются эти растения и по интенсивности дыхания — она выше у световых и значительно меньше у теневых растений.

Наконец, как известно, в процессе фотосинтеза растения создают углеводы, на что потребляется углекислый газ; в процессе дыхания углеводы разрушаются с выделением углекислого газа. Интенсивность фотосинтеза зависит от напряженности света. При некоторой достаточно низкой напряженности света между фотосинтезом и дыханием создается такое соотношение, когда количество углекислого газа, выделяемого при дыхании, сравнимо с количеством, потребляемым при фотосинтезе. Такую силу света называют **компенсационной точкой** (**пунктом**). У световых растений компенсационный пункт соответствует более высокой освещенности, у теневых — слабой. Находясь под влиянием света разной напряженности и разного состава, растения несут как бы отпечаток этого в своем строении.

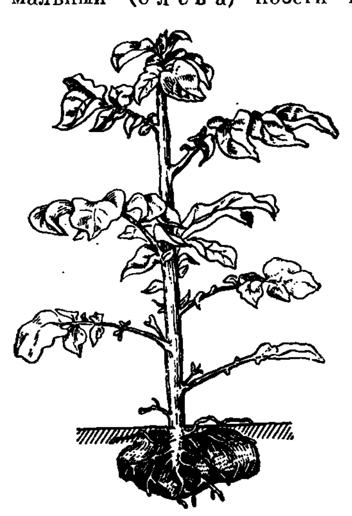
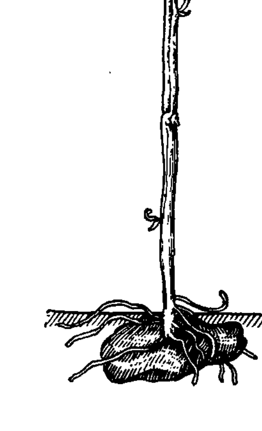



Рис. 42. Этиолированный (справа) и нормальный (слева) побеги картофеля.

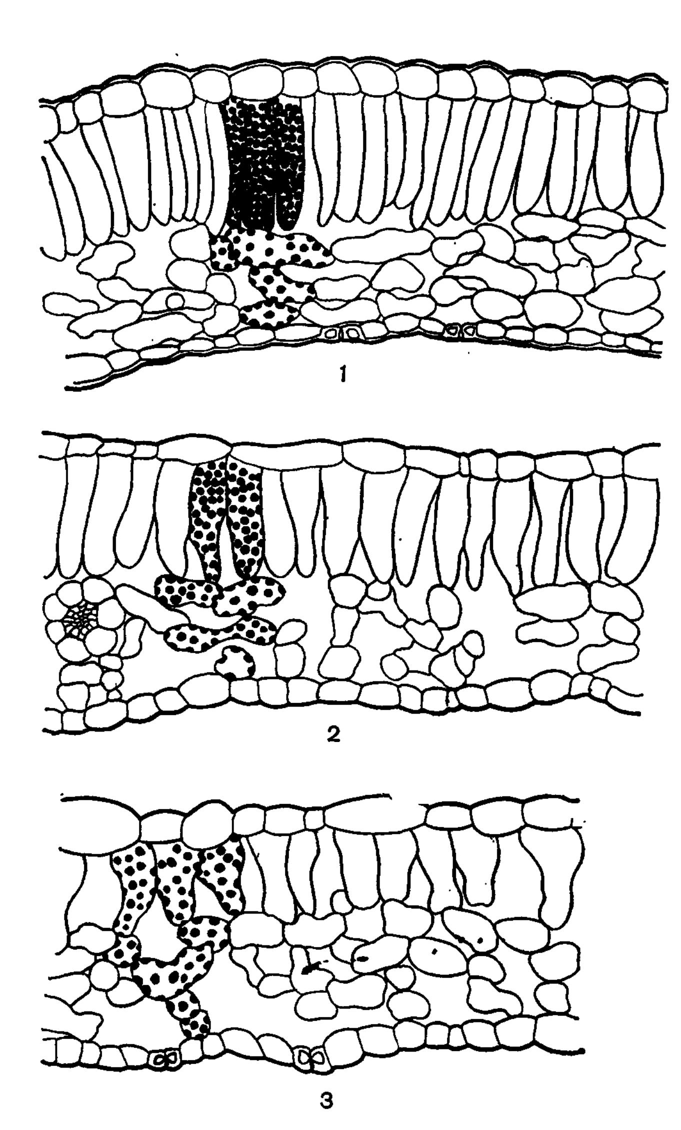


Рис. 43. Разрезы листьев лесной герани:
1 — солнечный лист; 2 и 3 — теневые листья.

Растения, обычно живущие при достаточной освещенности, попадая в затененные места, развивают этиолированные побеги (рис. 42). Это хорошо видно, например, на побегах картофеля, развившихся в темноте: они имеют белую, слегка желтоватую окраску; состоят иэ рыхлой, с большими межклетниками ткани, клетки которой вытянуты в длину; развитие листьев на таких побегах подавлено. Этиоляция рассматривается как результат влияния инфракрасных лучей (7300—8000 Å), которые при недостатке более коротких лучей способствуют затягиванию второй фазы онтогенеза клеток — фазы растяжения. На свету эта фаза заканчивается быстрее.

Коротковолновые (синие и фиолетовые) лучи спектра стимулируют клеточные деления, но задерживают вторую фазу онтогенеза клетки — фазу растяжения.

Вероятно, именно этим объясняется приземистость травянистых растений, живущих на свету. С этим же, вероятно, связана низкорослость альпийских растений (табл. 13), живущих при повышенном количестве коротковолновой радиации. Приземистость, вызываемая свойствами света, оказывается биологически выгодной в альпийских условиях: она помогает использовать защитные свойства снега зимой.

Освещенность отражается и на различии в анатомическом строении листьев световых и теневых растений (рис. 43). Листья световых растений имеют хорошо выраженную палисадную ткань, а если растение живет на почве, отражающей много света (мел, известняк), то палисадная ткань может быть развита с обеих сторон листа. У световых растений эпидермис состоит из относительно мелких тонкостенных клеток, количество устьиц относительно велико. Скиофиты представляют противоположность гелиофитам и по этим признакам. Однако подобные различия связаны не столько с влиянием света, сколько с тем, что, живя на свету, скиофиты сильно нагреваются и это очень отражается на их водном режиме — световые растения часто являются в то же время растениями засушливых мест — к с е р о ф и т а м и.

Интересно отметить, что морфолого-анатомические особенности, свойственные световым и соответственно теневым растениям, могут проявляться и на одном и том же растении. Так, например, листья одного и того же дерева, взятые с незатененных ветвей и развившиеся в затенении, обычно хорошо различаются по анатомической структуре.

До сих пор мы рассматривали свет как фактор, имеющий непосредственное значение для фотосинтеза. Было упомянуто, что свету принадлежит известная роль в обеспечении достижения растением возможности производить цветки, осуществлять плодоношение. В этом отношении существенное влияние оказывает п е р и о д и ч н о с т ь о с в е щ е н и я.

Еще в начале 20-х годов XX в. было установлено, что сроки цветения многих растений можно сдвигать, изменяя соотношение между освещенной и неосвещенной частями суток. С этой точки зрения различают три группы растений. У р а с т е н и й д л и н н о г о д н я, поставленных в условия кратковременного ежесуточного освещения, наступление цветения задерживается и его может даже совсем не быть. В противоположность этому р а с т е н и я к о р о т к о г о д н я ускоряют наступление цветения при кратком периоде ежесуточного освещения, и, наоборот, цветение у них запаздывает или вовсе не осуществляется при

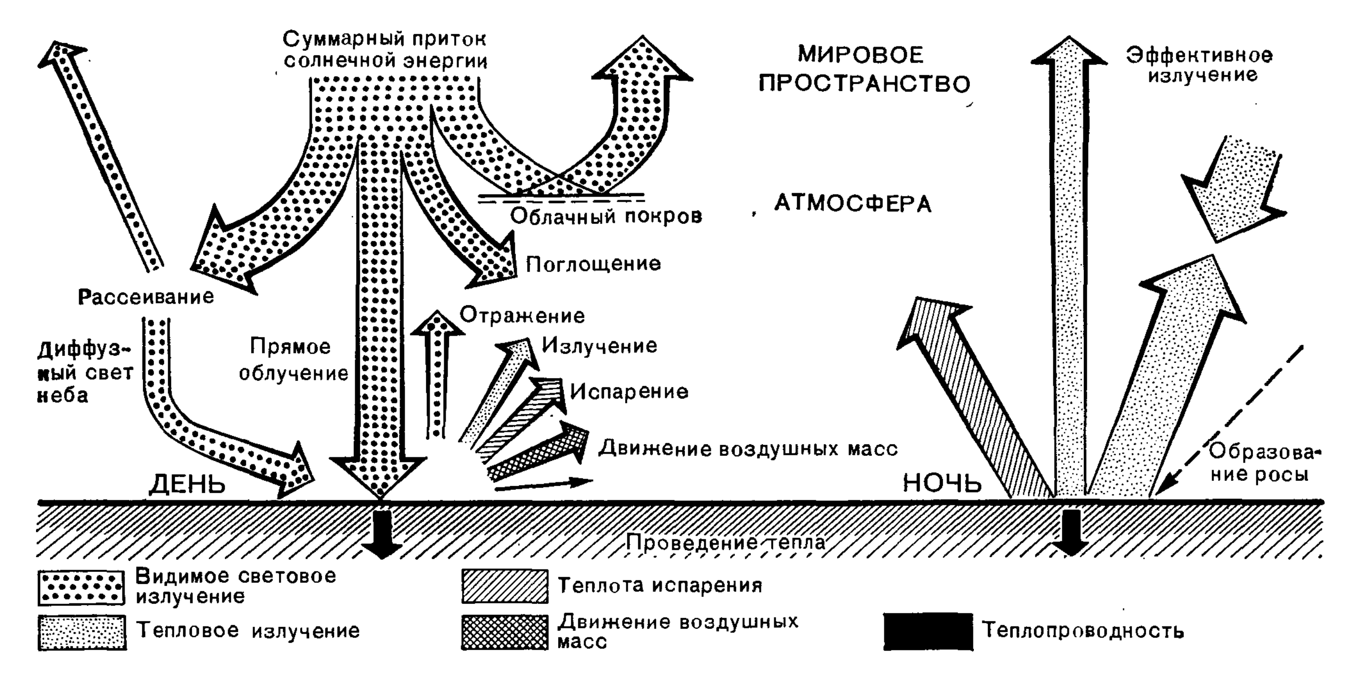


Рис. 44. Приток и расход лучистой энергии.

длинном дне. Третью группу составляют растения, у которых изменения длины дня не вызывают сдвигов во времени цветения.

Различное отношение к длине дня растений двух первых групп отражается на их географическом распространении и, возможно, связано с местом их возникновения. Если растение возникло в низких широтах, где день относительно короток, то такой вид должен был приспособиться к этому световому режиму. При расселении в область высоких широт такое растение может встретить препятствие в виде несоответствующей его потребностям большой продолжительности освещенной части суток. Не достигая плодоношения, оно окажется лишенным возможности дальнейшего распространения. Аналогичное можно сказать и о длиннодневных растениях.

Отметим и то, что от освещения зависит иногда прорастание семян. У многих растений семена прорастают только в темноте. Это значит, что в природной обстановке семя должно обязательно оказаться в почве или под покровом подстилки (полуразложившиеся листья и другой опад). Надо ожидать, что в подобных случаях семена «пользуются услугами», например, животных, которые вовлекают семена в почву или под слой подстилки, или же «должны дожидаться» того времени, когда над отделившимся от материнского растения семенем накопится достаточно толстый и плотный слой опада. Например, семена Nigella sativa на свету не прорастают, в темноте же стопроцентное прорастание наступает уже через несколько дней. А семена Elatine alsinastrum годами могут лежать в темноте не прорастая, а на свету полное прорастание происходит в течение 2,5 недели. Более детальное исследование поведения семян вербейника позволило установить, что под действием облучения в 200 *м/свеч* в течение 5 *мин* прорастает более 40% семян, а для того, чтобы добиться этого результата при освещении 5 *м/свеч*, нужно облучать их около 3 *ч*. В некоторых случаях установлено, что для прорастания семян важна не только интенсивность света, но и его определенный качественный состав.

Тепло. Существенное значение тепла в жизни растений очевидно. Хорошо известно, что многие растения, вегетирующие круглый год в низких широтах, не переносят холодной зимы высоких широт. Никому не удавалось вырастить пальму в грунтовых условиях, на открытом месте где-нибудь под Москвой или Ленинградом. Известно, что лиственные деревья на зиму сбрасывают листву. В холодное, зимнее время практически прекращается рост побегов и корней, только у некоторых зимнезеленых трав в конце зимы обнаруживается подснежный рост. В те месяцы года, когда температура держится на уровне ниже 0° С, видимые проявления жизни растений или вовсе прекращаются, или испытывают глубокую депрессию. В областях, где летняя температура очень высока, переход растения в состояние покоя, внешне сходное с зимним, приходится

на время засухи. Выше были описаны примеры совпадения границ географического распространения отдельных растений с изотермами, что, вероятно, хотя бы отчасти объясняется температурным фактором. Все наблюдения подобного рода приводят к естественному заключению о большой важности теплового фактора в жизни растений.

Источник тепла — энергия солнечных лучей, которая в поглощенном виде может превратиться в тепловую. Это относится и к видимым и к не воспринимаемым нашим глазом инфракрасным лучам. Падая на поверхность почвы, энергетический поток частью отражается, частью поглощается ею, причем светлоокрашенные субстраты отражают больше лучей, темные — меньше. Поглощение осуществляется поверхностным слоем ничтожной мощности, что и приводит к его нагреванию. Тепло нагретого слоя переходит в глубже лежащие слои субстрата и в прилежащие к нему слои воздуха; оно расходуется на испарение (если в субстрате есть вода) и, наконец, излучается в атмосферу, главным образом в ясные ночи (рис. 44).

Энергетический поток поглощается не только почвой. В этом процессе участвуют и надземные части растения, причем бо́льшая часть энергии, поглощенной листьями (вообще хлорофиллсодержащими органами), у наземных растений тратится на испарение. Уже эти немногочисленные данные позволяют составить некоторое представление о разнообразии тепловых условий, в которых живут растения.

Тепловая обстановка на суше определяется географическим положением (географической широтой и удаленностью от океана), рельефом (крутизна и направление склона, в горах — высота над уровнем моря), сезоном и, наконец, временем дня. Важным элементом теплового фона жизни является степень контрастности температуры, перепады ее от лета к зиме и от освещенной части суток к ночному времени.

Достаточно разнообразная, но гораздо более мягкая тепловая обстановка — в водоемах, особенно морских и океанических. Если понимать растительную жизнь как совокупность всего разнообразия растений, то, по-видимому, на Земле мало найдется таких мест, где по температурным условиям растительная жизнь вовсе исключалась бы. Она невозможна в кратерах действующих вулканов, но горячие ключи, распространенные в вулканических областях, населены автотрофными водорослями. Наиболее выдающимся примером могут служить синезеленые водоросли, которые существуют даже при +85,2° С в Северной Америке и при +77° С в горячих ключах на Камчатке. Это тем более удивительно, что белки протоплазмы обычно свертываются при температуре около +70° С. Того же порядка температуру могут переносить иногда и бактерии (сенная палочка и некоторые другие). В экспериментальных условиях установлено, что клетки дрожжевых грибков не теряют жизнеспособности при +90° С. Еще более жароустойчивы споры некоторых бактерий и грибов.

Надо иметь в виду, что и некоторые высшие наземные растения проводят часть своей жизни при достаточно высокой температуре. Так, у многих растений пустынь в полдень перегрев листьев достигает иногда 10—12° С по сравнению с окружающим воздухом. Повышение температуры тем значительнее, чем слабее испарение. У части растений, обитающих в местах, богатых водой, температура листьев на 3—6° С и более ниже окружающего воздуха. В общем же максимальная температура листьев даже у сильно испаряющих влагу растений превышает 40° С, а у лишенных возможности сильно испарять влагу может достигать 50° С. Одним из выдающихся в этом отношении растений является финиковая пальма, температура листьев которой достигает 53,5° С. Но даже столь высокая температура еще на 3—12° С ниже того предела, при котором наступает смерть. Виды растений крайне различны по отношению к избыточной температуре. Способность переносить подобную температуру связана частично со строением растений (мелкие листья, их слабая окраска, отражение лучей густым опушением, блестящей кутикулой, положение листьев по отношению к полуденным лучам и пр.), отчасти с внутренними особенностями, т. е. со свойствами протоплазмы.

В ряде случаев у низших гетеротрофных растений установлена способность переносить крайне низкие температуры, не наблюдаемые в природной обстановке. Например, грибница некоторых видов грибов из рода Mucor сохраняла жизнеспособность после охлаждения до —110° С, а споры некоторых плесневых грибов из родов Penicillium и Aspergillus не теряли способность к прорастанию после охлаждения ниже —200° С.

Что же касается природных условий, то в Верхоянске, который до недавнего времени считался полюсом холода и где абсолютные минимумы температуры достигают —68° С, развита достаточно богатая растительность лиственничных северотаежных лесов. Не менее замечательно, что на поверхности снегов высокогорий и высокоарктических широт могут жить некоторые водоросли. Чаще всего они бывают окрашены в красный цвет благодаря наличию красного пигмента — гематохрома, вследствие чего поверхность снега окрашивается в красный цвет («красный снег»). В других случаях окраска снега может быть зеленой,

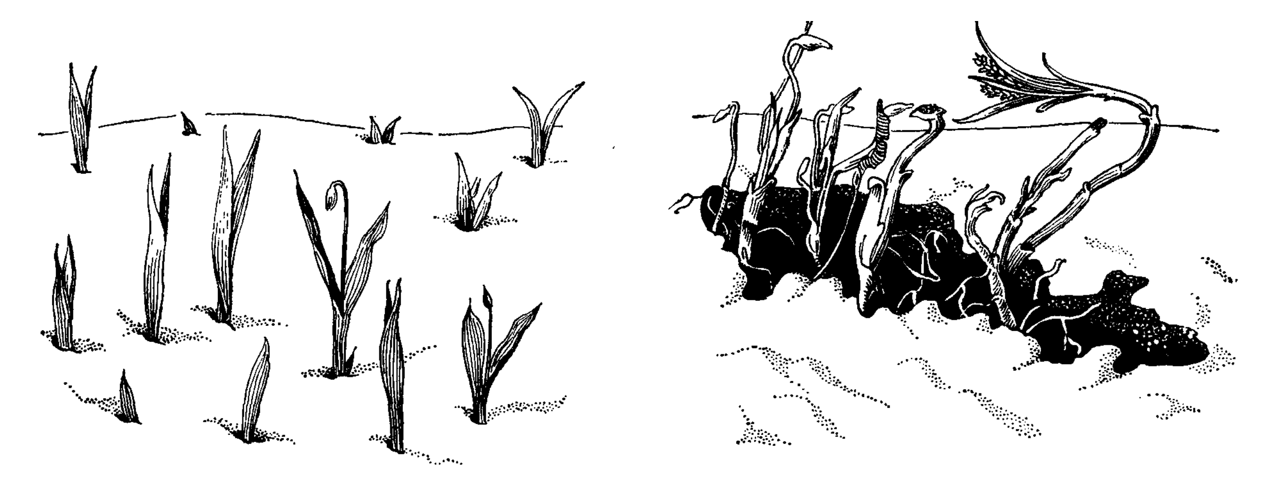


Рис. 45. Подснежное развитие дубравных растений: слева — позеленевшие листья подснежника, пробившиеся сквозь снег; справа — ростки пролесника и чистяка, появившиеся из-под снега.

желтой, бурой (зеленые, сине-зеленые, диатомовые водоросли). Активная жизнь, в том числе и размножение этих организмов, обнаруживается при температуре, близкой к 0° С, когда поверхность снега оттаивает, чему способствует окраска водорослей, поглощающих солнечные лучи. Разнообразие таких нивальных (снежных) водорослей невелико и для высокогорий исчисляется всего несколькими десятками видов. Интересно, что вместе с водорослями в таких местах живут и некоторые гетеротрофные грибы.

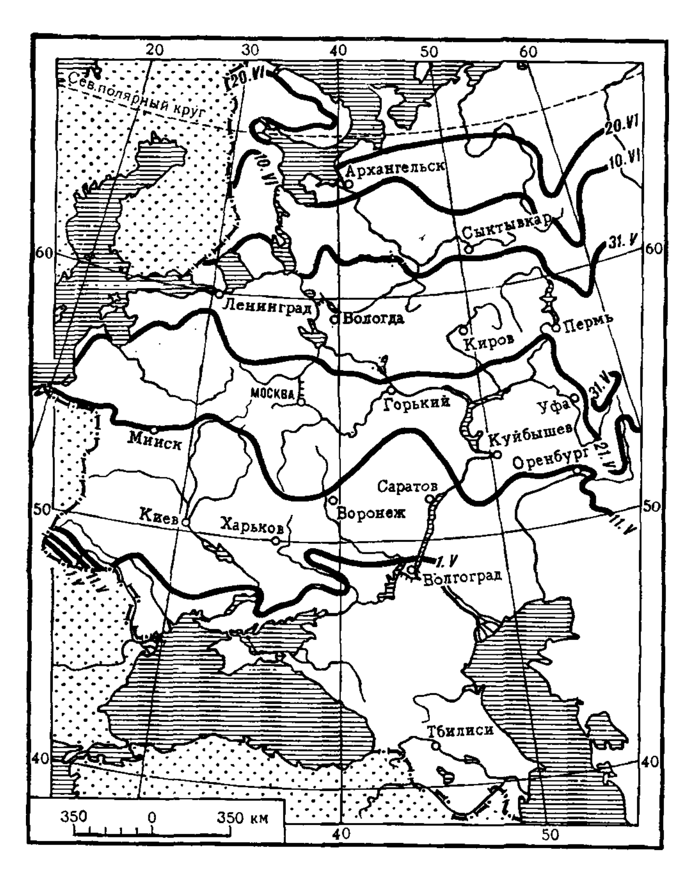
В период года, когда таяние снега невозможно, эти водоросли переходят в так называемое покоящееся состояние: прекращаются движение, рост и размножение, а активность других функций снижается до минимума.

Переход растения в состояние покоя может произойти вследствие непосредственного действия неблагоприятных условий. Но очень часто он совершается, как бы предупреждая приближающуюся смену жизненной обстановки. В этом случае наступление покоящегося состояния представляет выражение внутреннего, исторически выработавшегося и наследственно закрепленного ритма жизни растения. Растения, как часто говорят, готовятся к зиме.

Еще раньше времени наступления устойчивой отрицательной температуры замедляется, а потом и прекращается рост, растения сбрасывают листья, происходят некоторые физиолого-химические изменения, подготовляющие растение к зиме. Интересно, что в тропической зоне, в районах с периодически повторяющимися засухами, переход деревьев от состояния покоя к активной деятельности тоже происходит еще до начала периода дождей. Есть и у нас подобные явления. Выше упоминалось о подснежном росте некоторых травянистых растений (рис. 45), вспомним начало сокодвижения древесных пород, раннее цветение ольхи, орешника и другие ранневесенние явления.

Тепло имеет большое значение для растений во время их развития в весенне-летний период. Многие широко распространенные растения служат предметом фенологических наблюдений. В разных пунктах на обширной территории ежегодно отмечают даты начала и конца цветения, распускания листьев и других фенологических фаз. Результаты многолетних наблюдений позволяют определить среднюю дату начала каждой фенологической фазы. Соединяя на карте плавными линиями пункты с одинаковыми сроками наступления каждой фазы, можно составить представление о том, где данная фаза наступает раньше, где позднее. На карте 3 видно, что в пределах Восточно-Европейской равнины чем севернее, тем позже зацветает черемуха. Объяснить это, очевидно, можно тем, что теплое время наступает тем позднее, чем севернее располагается местность. Аналогичные результаты установлены и для других фенофаз и различных растений.

Если по мере распространения растений в направлении полюса (или к вершинам гор) фаза цветения из-за похолодания климата в этом направлении будет наступать все позднее, то, принимая во внимание, что и продолжительность вегетационного периода в том же направлении укорачивается, можно прийти к выводу, что на некоторой географической широте (в горах — на некоторой высоте) расселяющееся растение будет располагать недостаточным временем для формирования плодов и созревания семян, благодаря чему дальнейшее расселение прекратится. В этом случае, очевидно, недостаток тепла сыграет роль фактора, ограничивающего географическое распростра-



Карта 3. Сроки зацветания черемухи в Европейской части СССР.

нение растения. Тепловой фактор может сыграть аналогичную роль и по другим причинам. У многих деревьев в зимнее время происходит вымерзание ветвей — это обусловлено сочетанием низкой температуры с большой тратой воды на испарение. В результате древесные породы, испаряющие в зимнее время много воды, продвинулись в процессе расселения к северу меньше, чем древесные породы, испаряющие мало воды. Это, вероятно, надо считать одной из причин невозможности существования лесов в арктических широтах. То же

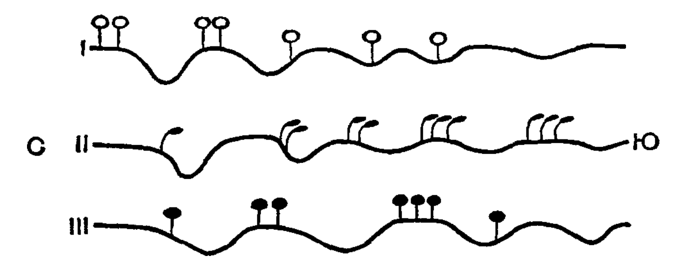


Рис. 46. Правило предварения (схема):

I — северный вид на юге переходит на северные склоны и в балки; *II* — южный вид на севере встречается лишь на южных склонах; *III* — вид с широким ареалом встречается на севере и на юге в экстразональных условиях.

произошло бы и с приземистыми растениями (кустарнички, травы), если бы их не защищал снег. Вообще же отрицательная температура вызывает отмирание отдельных органов и целых растений в результате механического разрушения тканей при образовании льда и вследствие иссушения, когда образовавшиеся в межклетниках кристаллы льда оттягивают из клеток воду. Но известно немало случаев, когда растения отмирают при снижении температуры, не достигающем 0° С. Это бывает с теми видами, становление которых совершалось в областях Земли, где не бывает отрицательной температуры. В этом случае происходит дискоординация жизненных функций, что, в свою очередь, связано с нарушением равновесия работы ферментативных систем.

Оценивая влияние теплового фактора на географизм растений, нельзя забывать о конкретных топографических условиях их жизни в данном географическом пункте. Дело в том, что даже в очень ограниченном географическом районе тепловые условия горизонтального водораздела и склонов разной экспозиции (особенно северной и южной) и разной крутизны бывают иной раз очень несходны. Часто случается, что растение, живущее на некоторой географической широте на горизонтальных плоских водоразделах (на «плакорах», в плакорных или «зональных» условиях), встречается севернее только на более нагреваемых склонах южной экспозиции, а южнее данного района, наоборот, тяготеет к более прохладным, северным склонам (рис. 46). В двух последних случаях растение существует в экстразональных условиях. Не остаются без влияния на тепловой режим и субстрат его теплопроводность, теплоемкость, способность отражать тепло; ведь корни и вообще подземные органы в своей деятельности зависят от температурных условий не меньше, чем надземная часть растительного организма.

Таким образом, в пределах сколь угодно узкой климатической полосы в зависимости от разнообразия рельефа и тепловых свойств субстратов всегда наблюдается достаточно большое разнообразие местообитаний, отличающихся по тепловому режиму. Можно было бы ожидать, что в вечно теплых областях Земли тепловая обстановка не имеет существенного значения для растений. Однако это неверно. В тропической зоне, там, где наблюдается периодическая засуха, переход от засушливого времени к периоду дождей сопровождается незначительным повышением температуры, который вызывает переход растительности к буйной активности — как бы наступает весна. Даже очень небольшие температурные сдвиги в вечно теплых и одновременно вечно влажных обла-

стях, по-видимому, все же оказывают свое влияние на некоторые растения. Так, у одной орхидеи, живущей на Яве, наблюдается интересное явление: на большой территории цветочные почки, заложенные задолго до цветения, расцветают внезапно, в одно и то же утро, и цветение продолжается только один день. Причем оно наступает через девять дней, когда температура воздуха после регулярно повторяющейся грозы падает с 30 до 25° С.

Вода. В жизни растений вода играет весьма существенную роль. Она входит в состав живой плазмы растения. В виде водных растворов внутри растения передвигаются различные вещества, как воспринимаемые (тоже в растворенном состоянии) из окружающей среды, так и создаваемые растением в процессе его жизнедеятельности. Теряя воду при испарении, растение поддерживает восходящий водный ток и умеряет нагревание, защищаясь от перегрева. Но и находящаяся вне растения вода небезразлична для него. Количество атмосферных осадков и их распределение во времени, а также способность почвы (или другого субстрата) удерживать попавшую в нее воду в толще, доступной для корней, характеризуют условия водоснабжения растения. Облака в той или иной степени рассеивают, ослабляют свет, умеряют температуру и ее колебания. Туман рассеивает и поглощает свет и может быть также источником водоснабжения растений.

Влажность воздуха, определяемая содержанием в нем водяного пара, вместе с температурой определяют физическую обстановку потери воды при испарении. Даже в твердом состоянии вода небезразлична для растения. Лед, образующийся при промерзании почвы, практически перестает быть для растения источником воды. Снежный покров способствует сохранению тепла, образующегося в почве за счет дыхания почвенных организмов, и защищает прикрытые снегом живые части растения от неблагоприятного влияния низкой температуры воздуха и зимнего испарения, которое может привести к иссушению и отмиранию тканей.

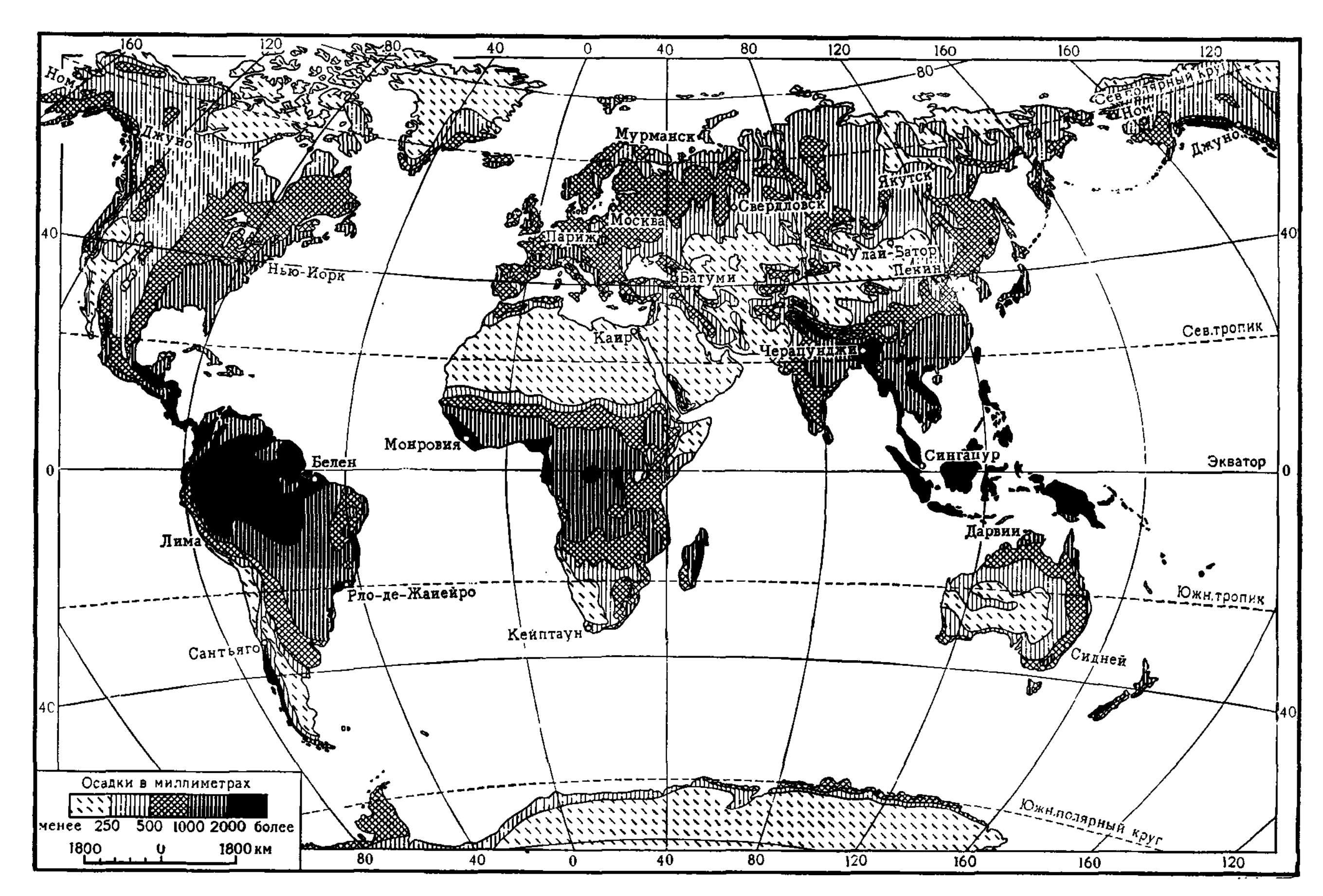
Подавляющая масса растений, живущих на суше, в качестве основного источника воды использует почвенные и отчасти грунтовые ее запасы.

Источником воды в субстрате являются атмосферные осадки. Попадая в почву, вода под действием силы тяжести стремится проникнуть глубже, встречая, однако, на своем пути ряд препятствий. Таковыми могут быть прилипание к почвенным частицам (адсорбция), удержание воды структурными компонентами и коллоидными веществами почвы, поглощение живым населением почвы, наличие водонепроницаемых слоев. Таким образом, часть воды, проникшей в почву, задерживается в сравнительно ограниченном слое и в той или иной степени оказывается доступной растениям. Если водоупорный горизонт располагается на большой глубине, то скопляющаяся над ним грунтовая вода может быть доступна только растениям, способным развивать очень длинные вертикальные корни. Грунтовые воды передвигаются по уклонам водоупорных слоев и могут выходить на поверхность (ключи), становясь опять доступными растениям.

Однако не вся масса воды, попадая на поверхность почвы, проникает в нее. Если поверхностные слои почвы быстро насыщаются водой и перестают воспринимать (всасывать) ее, то избыток воды по склонам различных неровностей стекает в пониженные места и может попасть в постоянные потоки (реки), а по ним — в морские или не связанные с морем внутренние бассейны. Отсюда воде остается только один путь — в атмосферу, т. е. испарение.

Вода, проникшая в почву, испаряется с поверхности и, следовательно, также уходит в атмосферу. При этом если почва имеет хорошо развитую систему сообщающихся друг с другом капиллярных вместилищ, то на место испаряющейся воды поднимаются более глубоко находящиеся порции, которые также испаряются. Таким образом может происходить более или менее глубокое иссушение почвы. Следовательно, не вся вода атмосферных осадков, находящаяся в корнедоступном слое почвы, может быть использована растениями. Надо иметь в виду, что не обязательно вода атмосферных осадков достигает даже поверхности почвы. Орошая листья, вода дождей, роса, снег испаряются с поверхности крон и густого травяного покрова. Доля атмосферных осадков, уходящая в атмосферу, не достигнув поверхности почвы, может быть достаточно большой. Так, например, во вполне сомкнутых 80-летних ельниках под Москвой на кронах удерживается и уходит в атмосферу более 30% годовой суммы осадков. Немалая часть осадков испаряется в атмосферу и с поверхности густых травостоев. Количественные показатели в этом отношении очень изменчивы и зависят от густоты растительности, силы и продолжительности дождя. Непродолжительный и слабый дождь может и вовсе не проникнуть под полог леса.

Несмотря на то что не вся масса атмосферных осадков достигает почвы, все же большему количеству осадков соответствует бо́льшая влагообеспеченность территории в целом. С этой точки зрения для ботаника представляет большой интерес общая картина распределения осадков на Земле.



Карта 4. Распределение осадков на поверхности суши.

Обеспеченность осадками зависит от географической широты. Сопоставление среднего за год количества осадков и географических широт показывает, что наибольшее количество осадков выпадает на экваторе; по обе стороны от него количество осадков снижается, достигая относительного минимума на широте 30° в южном и несколько севернее 20° в северном полушарии. Отсюда примерно до 50° в обоих полушариях намечается тенденция к повышению количества осадков, а далее по направлению к полюсу (в северном полушарии) их количество вновь убывает, снижаясь на 70° с. ш. всего до 21 *см* в год. Более точную и конкретную картину дает карта распределения осадков на Земле (карта 4). Ее интересно сопоставить с картой распределения главнейших типов растительности Земли (цветная карта 1 на вклейке). В северном полушарии обширны области пустынь и полупустынь, расположенные преимущественно в субтропических широтах, но простирающиеся в центральных частях материка и в области умеренных широт почти до 45° с. ш.; в южном полушарии пустынная и полупустынная растительность занимает место под тропиком в Африке и Австралии. Эти области получают осадков от 25 *см* и менее в год. В высоких широтах и в высокогорьях на карте растительности обозначены обширные территории почти с тем же количеством осадков, как в пустынях. Здесь нет древесной растительности — это главным образом тундры. Между этими двумя областями с малым количеством осадков, различающимися, однако, существенно по влажности воздуха, в северном полушарии, где находится основной массив суши, распространена обширная лесная полоса, покрытая хвойными и лиственными лесами.

В широкой полосе, ограниченной двумя тропиками и протянувшейся по меридиану более чем на 45°, растительность достаточно разнообразна. Здесь чередуются роскошные дождевые тропические леса, лишенные листвы в сухое время года, и обширные пространства саванн с господством в них злаков. Такое разнообразие растительности тоже связано с количеством осадков и особенно с их распределением. Дождевые тропические леса развиваются при 200 *см* и более осадков в год, но при условии отсутствия выраженного засушливого пе-

риода. Листопадные леса тропической зоны и саванны существуют при меньшем количестве осадков, но выпадающих неравномерно (в течение каждого года бывает один или два засушливых периода).

Эту чрезвычайно схематичную картину соответствия типа растительного покрова и распределения осадков можно детализировать. Необходимо показать, что изменчивость количества осадков, в пределах хотя бы лесной полосы Евразии, соответствует различию господствующих древесных пород, видовому богатству лесов, сложности их строения. Неодинаковы также и степи, как бы зажатые между полупустынями с одной стороны и лесами — с другой. Более детальный анализ покажет, что это разнообразие обусловливается (как и в тропической зоне) не только количеством осадков, но и их распределением в течение года, отсутствием или наличием засушливого периода и его продолжительностью. Словом, распределение растительности не только на Земле в целом, но и в пределах каждой зоны и каждого из материков приводит к бесспорному выводу, что влажность климата представляет одно из важнейших условий растительной жизни, она определяет общий характер растительности.

Это заключение получает подтверждение и в еще более тонких деталях распределения растений. Рассматривая распределение растений и их сочетаний в пределах однородного в отношении влажности климатического района, нетрудно убедиться в том, что неодинаковая водообеспеченность растений играет нередко ведущую роль в их размещении по территории. Так, например, наблюдая где-нибудь в средней части лесной полосы в пределах Восточно-Европейской равнины, в местности с более или менее развитым рельефом, распределение еловых лесов по склону к небольшому водотоку, можно заметить, что наиболее высокие и вместе с тем наиболее сухие участки заняты ельниками с брусничным покровом. Ниже их располагаются ельники с травянистым покровом из кислицы, майника и ряда других трав, а вблизи водотока, в наиболее влажных местах, найдем так называемый приручейный ельник с достаточно обильным сочным травяным покровом из папоротников, высоких трав, имеющих обычно крупные и широкие листья. Наблюдения за растениями, сопровождающими в названных типах елового леса ель (поскольку они встречаются и вне ельников), показывают, что травянистые растения приручейных ельников практически всегда связаны с более увлажняемыми местами, чем те, на которых в массовых количествах растет брусника, а кислица предпочитает места более обеспеченные водой, чем брусника. Отсюда можно сделать вывод, что ряд ельников, закономерно сменяющих друг друга по склону, в большой степени соответствует возрастанию увлажнения.

Факты зависимости распределения целых комплексов растений на разных уровнях склонов многочисленны. Подобную картину можно наблюдать не только в лесах, но и в степях, на суходольных и заливных лугах, даже на болотах. Анализ конкретных высотных экологических рядов (так называют природные последовательности закономерных сочетаний растительных сообществ, соответствующих изменению какого-нибудь фактора в убывающем или нарастающем порядке) требует некоторой осторожности, так как не всегда высотный ряд обусловлен нарастанием или убыванием водообеспеченности. Бывает, что распределение растительности по высоте склонов определяется иными почвенно-грунтовыми условиями, например снабжением почвы кислородом, распределением минеральных солей и пр.

Если целые комплексы растений размещаются соответственно условиям водоснабжения и в масштабе всей суши, и в пределах более ограниченных климатически однородных территорий, то, очевидно, и отдельно взятые виды, и составляющие их особи также живо реагируют на этот фактор. Свойства растения, в частности его отношение к водообеспеченности, складывались в процессе эволюционного становления и у каждого вида соответствуют более или менее узкой амплитуде изменчивости среды. В отличие от животных подавляющая масса растений лишена способности активно изменять свое положение в пространстве. Растение не имеет возможности «отыскивать» лучшее для себя место, что доступно многим животным. Следовательно, каждое растение может жить в данном месте, если существующие здесь условия достаточны для него.

Современная флора суши состоит в основном из цветковых растений, строение тела которых наиболее сложно и в высокой степени соответствует возможности существования в двухфазной среде (твердый субстрат и воздушное окружение). Эта приспособленность к жизни на суше — результат длительного эволюционного процесса. Мысленное восстановление эволюционного пути (на основе сохранившихся памятников), пройденного организмами до той степени совершенства, которого достигли цветковые растения, приводит к выводу, что их предками были водоросли.

Водоросли обычно живут в воде, вся поверхность их тела соприкасается с водой, и таким образом они не сталкиваются с проблемой водообеспечения. Но если водоросли стали предками наземных растений, то это значит, что некоторые из них должны были некогда «выйти

на сушу», преодолеть отсутствие водного окружения и связанную с ним опасность высыхания. Водные предки наземных растений не испаряли воду. Выход из воды, приведший к непосредственному соприкосновению с воздухом, был едва ли не самым трудным шагом в процессе формирования наземных растений. Естественно возникает вопрос: могли ли водорослевые предки преодолеть барьер между обстановкой полной обеспеченности водой и условиями, когда организм на протяжении своей жизни, по крайней мере периодически или эпизодически, оказывался вне водного окружения? Ответ на этот вопрос положительный. В современный период в приливно-отливной полосе моря водоросли регулярно остаются вне воды на протяжении некоторой части суток. Если водоудерживающая способность протоплазмы их клеток достаточно велика, они не умирают и, говоря образно, набирают силы в часы прилива. Один шаг отделяет поселенцев этой, как ее называют, литоральной полосы от супралиторальной, находящейся выше наиболее высокого прилива, где имеется, однако, регулярно повторяющееся орошение брызгами волн прибоя. Естественно, в этих, еще более жестких условиях водоснабжения древние иммигранты суши должны были приобрести и более высокие водоудерживающие свойства плазмы и способность ее оставаться живой достаточно длительное время при отсутствии орошения.

Все эти растительные организмы, более или менее хорошо переносящие перерыв в водоснабжении, имели сходство в том, что содержание в них воды — их оводненность — почти целиком зависела от окружающей среды. Недостатку воды растительные организмы могли противопоставить способность пережить период

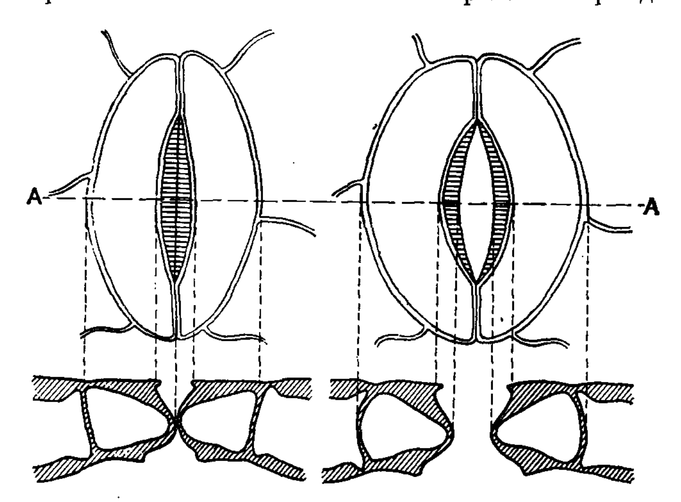


Рис. 47. Устьица: сверху — вид с поверхности; внизу — в разрезе; слева — в закрытом состоянии; справа — в открытом состоянии. (А—А — линия разреза.)

безводья, переход в крайнем положении в состояние замедленной скрытой жизни, как бы в оцепеневшее состояние. Они еще бессильны были сами поддерживать свою оводненность на достаточно высоком уровне и в течение длительного времени. Их оводненность слагалась во времени как чередование то большего, то меньшего содержания воды. Картина оводненности была изменчивая, зависящая от состояния среды, как бы пестрая. Это дало основание назвать растения с подобным ритмом оводненности пойкилогидридными (греч. «пойкилос» — пестрый, «гидро» — вода).

Интересно, что и в современную эпоху достаточно широко распространены растения этой категории. На почве и внутри ее живет немало аэрофильных водорослей — пойкилогидридов, тело которых непосредственно соприкасается с воздухом. Некоторые из них живут на коре деревьев, камнях, скалах и т. д. Но, что самое интересное, есть водоросли (сине-зеленые), населяющие поверхность почвы в полупустынях и даже в пустынях. Они образуют слизистую массу, в которую погружено нитчатое тело водоросли и которая удерживает в себе воду. Водоросль вегетирует, пока слизистая масса не высохнет, превратившись в хрупкую корочку, и пребывает в таком состоянии, пока вновь не набухнет от дождей или от талой воды весной. Водоросли, живущие ныне вне воды, не являются, вероятно, прямыми потомками тех первичных пойкилогидридов, которые существовали в эпоху формирования наземной растительности. В ряде случаев можно предполагать родственные связи современных вневодных (аэрофильных) водорослей с современными же, но живущими в воде. В таком случае в современную (геологическую) эпоху природа как бы повторяет опыт осуществленного впервые в незапамятные времена первичного заселения суши растениями, чем и подтверждается ранее описанная схема иммиграции водорослей на сушу.

Пойкилогидридность известна не только у водорослей. Она свойственна бактериям, миксомицетам, грибам, лишайникам, т. е. низшим слоевцовым растениям; она распространена также у многих мхов, у заростков папоротников, а иногда даже бывает и у листьев папоротников. Более того, есть, по-видимому, и некоторые цветковые пойкилогидриды. Но не на основе пойкилогидридности формировалось основное разнообразие современного растительного мира суши. Главную массу растений современной флоры составляют не пойкилогидриды, а гомойогидриды (от греч. «гомойос» — одинаковый), т. е. растения, способные сами поддерживать свою оводненность в пределах некоторого уровня и в известной мере (в этом отношении) независимые от внешней среды.

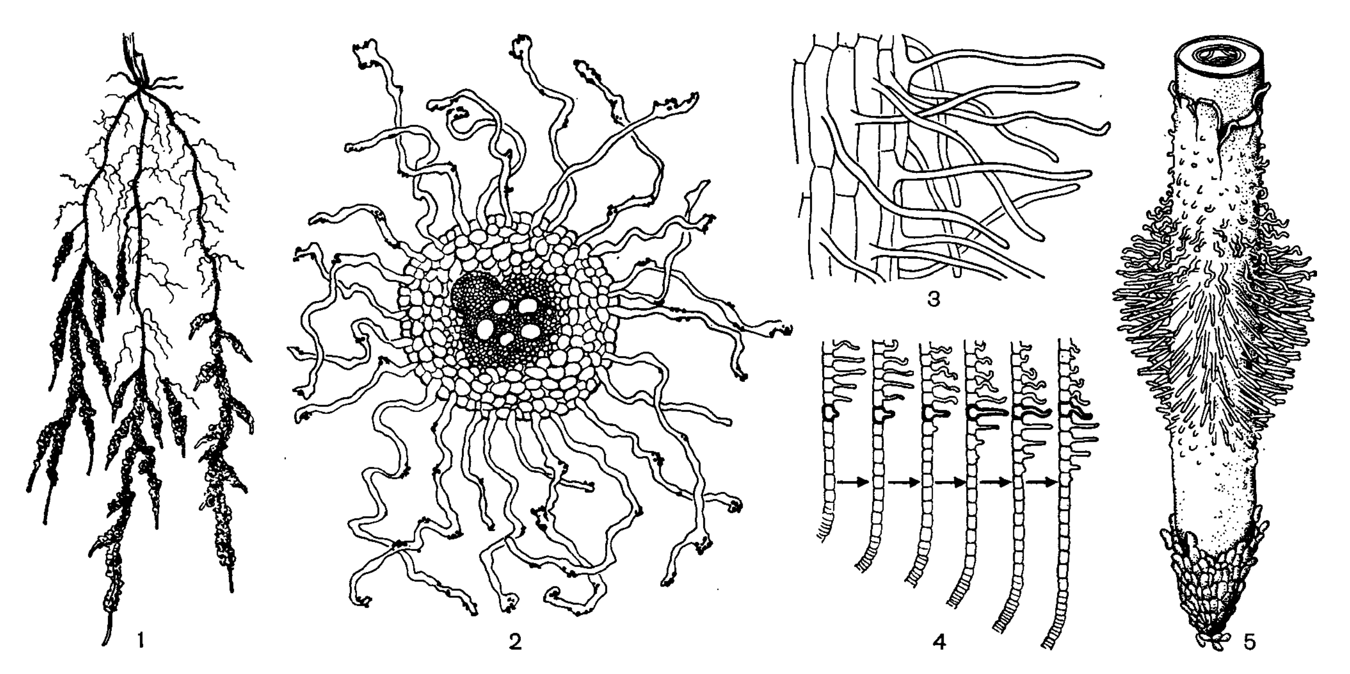


Рис. 48. Корневые волоски:

1 — четырехнедельного проростка пшеницы с прилипшими к ним частицами почвы; *2* — поперечный разрез корня, видны корневые волоски с прилипшими к ним частицами почвы; *3* — клетки ризодермы, образовавшие корневые волоски; *4* — формирование корневых волосков и перемещение их вслед за ростом корня; *5* — кончик корня с корневыми волосками и чехликом.

Относительная устойчивость оводненности представляет результат балансирования траты воды на испарение и добывания ее в количествах, обеспечивающих потребность организма в воде. Первое определяется выработкой покровных тканей, среди которых особо важное значение имеет кожица, или эпидермис. Он покрыт слоем затрудняющей испарение кутикулы, и в его составе имеются саморегулирующие межклеточные отверстия — устьичные щели (рис. 47). Работа устьиц, т. е. расширение их щелей и смыкание замыкающих клеток, определяется рядом обстоятельств, среди которых одно из ведущих — сама степень оводненности растения: при падении оводненности устьица закрываются, при повышении — щель их вновь расширяется.

Добывание воды у гомойогидридных растений обеспечивается в основном корнями, вблизи растущих окончаний которых образуется множество корневых волосков, обладающих в совокупности огромной наружной поверхностью. Через нее и поступает в растение вода, имеющаяся в почве (рис. 48).

Связь между аппаратом, добывающим воду и расходующим ее, сложная. Недостаток воды вызывает повышение всасывающей деятельности корней и в то же время приводит к закрыванию устьиц. Но деятельность устьиц осложняется тем, что раскрытие устьичной щели регулируется также освещением — результат того, что через устьица не только выделяется водяной пар, но и осуществляется поступление в растение углекислого газа и выделение кислорода (фотосинтез).

В общих чертах можно сказать, что у гомойогидридов по мере потери воды клетками возрастает энергия, с которой они всасывают воду, т. е. растет их с о с у щ а я с и л а. При достижении высокой оводненности сосущая сила снижается.

Благодаря этому гомойогидридные растения способны поддерживать в некоторых пределах свою оводненность.

Будучи основными растениями современной суши Земли, гомойогидриды населяют территории и с разным климатом (количество осадков, условия испарения), и в пределах однородного климата — места то сильно увлажненные, то очень сухие. Естественно, растения, живущие в сухих местах, могут отличаться от растений, населяющих влажные места, рядом своеобразных приспособительных особенностей, как внутренних, связанных со свойствами протоплазмы, так и структурных, усиливающих возможность контроля расходования воды и водопоглощения. Такие отличия действительно существуют, а структурные особенности часто настолько выражены, что по внешнему облику растения нередко можно определить, связано ли оно с сухими, влажными или с промежуточными условиями.

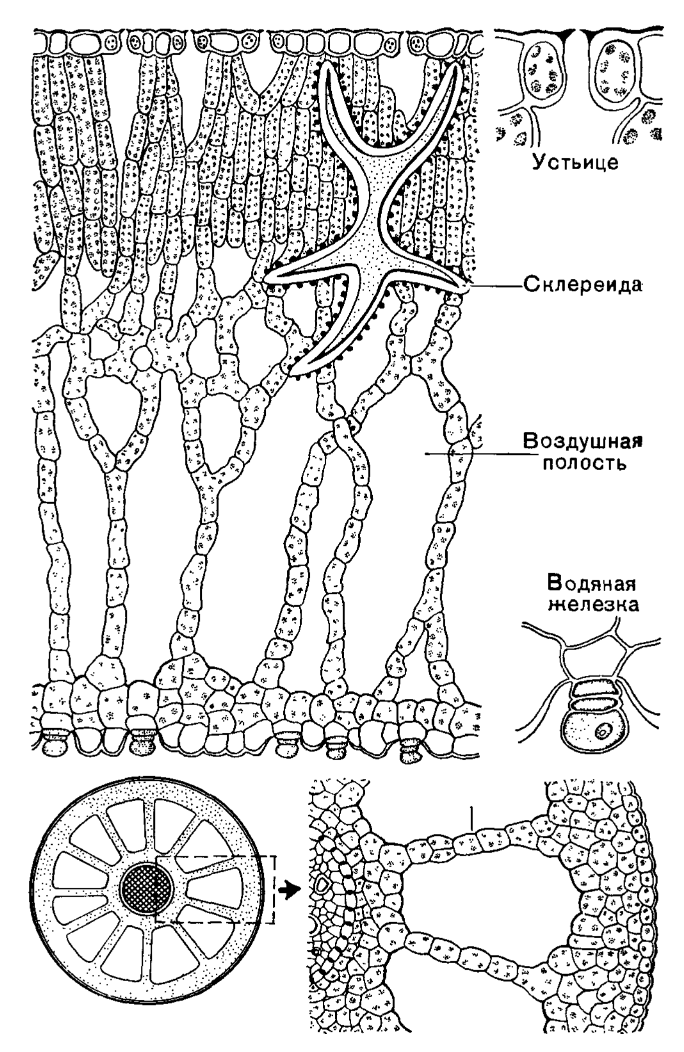


Рис. 49. Анатомическое строение некоторых водных растений. Вверху — поперечный разрез через плавающий лист желтой кувшинки; видны обширные воздушные полости; отдельно изображены устьице и водяная железка. Внизу — поперечный разрез стебля урути, справа — при большом увеличении.

С точки зрения отношения растений к обеспечению водой выделяются следующие экологические группы: ксерофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты, гидатофиты.

Гидатофитами называют водные растения, целиком или почти целиком, т. е. большей частью тела, погруженные в воду. Примером может служить водяная чума (элодея), рдесты, кувшинки и др. Гидрофиты — водоназемные растения, прикрепленные к почве. Они начинают свое индивидуальное развитие и ежегодное возобновление побегов будучи погруженными в воду, но во взрослом состоянии верхние части побегов выступают над поверхностью воды. Гидрофиты обитают в прибрежьях водоемов, на неглубоких местах, но могут жить и на обильно увлажненной почве вдали от водоема. В отличие от гидатофитов гидрофиты имеют ясно выраженные механические ткани и водопроводящую систему. Обычно у них хорошо развита система межклетников и воздушных полостей, по которым воздух, поступающий через устьица, проникает и в нижние части растения, скрытые в перенасыщенном водой субстрате. Для гидатофитов и гидрофитов не обязательна влажность климата, так как и в областях, недостаточно обеспеченных осадками, даже в пустынях, могут существовать водоемы, полностью удовлетворяющие потребность таких растений в воде.

Гигрофиты — растения, живущие на обильно увлажненных почвах и, что особенно характерно, при высокой влажности атмосферы. Последнее обстоятельство играет в жизни гигрофитов важную роль, так как благодаря этому замедляется, а то и вовсе исключается испарение, что отзывается на восходящем (от корней к листьям) токе воды в растении, приводит к замедлению снабжения переносимыми водой внутри тела растения минеральными питательными веществами. Развитие обширных внутренних полостей у гигрофитов должно способствовать усилению потери воды клетками — вода выделяется в виде пара в межклетные полости, а из них через устьица наружу. У растений этой категории кутикула тонкая и ее роль в ограничении внеустьичного испарения сводится к минимуму. Листовые пластинки часто бывают тонкими, из незначительного числа слоев клеток, благодаря чему бо́льшая часть клеток листа непосредственно соприкасается с воздухом, что, естественно, способствует водоотдаче. Иногда, как, например, у некоторых папоротников, живущих в тени влажных тропических лесов, листовая пластинка может состоять всего из двух, даже из одного слоя клеток. Тем не менее и эти приспособительные особенности не всегда достаточны для поддержания тока воды. Для гигрофитов очень характерно наличие на листьях особых железок — это так называемые гидатоды или водяные устьица, через которые происходит активное выделение воды в капельно-жидком состоянии, что позволяет поддерживать движение воды в растении и поглощать новые ее порции из почвы даже в случае, если воздух насыщен водяным паром. Из числа гигрофитов нашей флоры можно назвать чаровницу, или цирцею, адоксу, недотрогу (рис. 49), болотный подмаренник.

Мезофиты — растения, обитающие при достаточном (не избыточном и не слишком ограниченном) увлажнении. Типичные мезофиты обычно связаны и с умеренными тепловыми условиями, и с хорошими условиями

минерального питания. Одни мезофиты — лесные растения, другие — луговые, живущие вообще на незатененных местах, что в известной мере отзывается на их облике. Среди мезофитов нередки древесные растения и кустарники, такие, как липа, береза, лещина (орешник), крушина и многие другие. Но еще больше среди них трав: клевер красный, тимофеевка, костер, луговая овсяница, нивяник и многие другие луговые растения, ландыш, копытень, сныть и целый ряд других лесных растений. В целом категория мезофитов очень обширна. Резкую границу между ними и гигрофитами установить трудно, поэтому приходится выделять переходную категорию растений — гигромезофиты. Невозможно также четко разделить мезофиты и ксерофиты — растения засушливых мест. Здесь также отличают ксеромезофиты (более близкие к мезофитам) и мезоксерофиты (больше приближающиеся к ксерофитам).

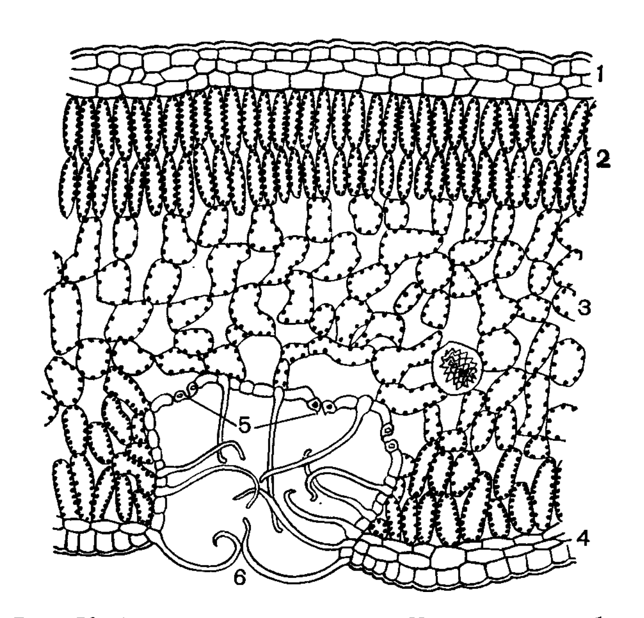


Рис. 50. Разрез листа олеандра. Устьица в углублениях на нижней стороне листа, закрытые волосками:

1 — верхний эпидермис; *2* — палисадная паренхима; *3* — губчатая паренхима; *4* — нижний эпидермис; *5* — устьица; *6* — волоски.

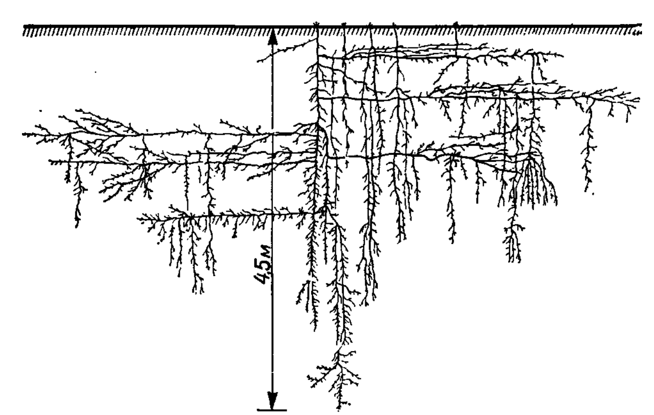


Рис. 51. Корневая система верблюжьей колючки в возрасте 17 месяцев, достигшая глубины 4,5 *м*.

Ксерофиты едва ли не наиболее разнообразная и трудноопределимая экологическая группа растений. Эти растения нельзя характеризовать географически, как растения засушливых областей, так как в любой засушливой области могут быть местные условия, обеспечивающие существование растений иного типа, а иногда, наоборот, в областях с достаточным количеством осадков создаются местные условия недостаточного водообеспечения, доступные только ксерофитам. Поэтому лучше считать ксерофитами растения, живущие на местах, сухих настолько, что добывание и экономия воды требуют особых к этому приспособлений. Приспособления этого рода можно объединить в три категории: ограничивающие испарение; усиливающие добывание воды при ее недостатке в почве; позволяющие создавать запасы воды на время длительного перерыва водоснабжения.

Сокращение испарения достигается разными способами. Растение образует мелкие (сравнительно с близкими видами нексерофитами) листья или листья вовсе редуцированы. Мощная кутикула, покрывающая толстые наружные стенки клеток эпидермиса, практически полностью исключает внеустьичное испарение (рис. 50). Уменьшению испарения способствует также развитие воскового налета. Кроме того, блестящая поверхность кутикулы отражает солнечные лучи. Этот же эффект достигается при помощи густого опушения из бесцветных волосков, образованных пустыми безводными клетками, рано теряющими свое содержимое. Опушение играет и другую роль: между волосками создается зона затишья, и в ней задерживается водяной пар, что замедляет испарение. Аналогичный эффект достигается положением устьиц в углублениях, где также задерживается выделенный устьицами пар. Наблюдаемое у ряда ксерофитов свертывание листьев на сторону, с которой располагаются устьица, также приводит к обогащению воздуха паром внутри образовавшейся трубочки. Наконец, плотное сложение паренхимной ткани листьев, т. е. малое количество межклетников, также умеряет потерю воды. Все эти структурные особенности часто сопровождаются обильным содержанием в листе и других органах ксерофита опорных (механических) тканей, мешающих увяданию.

Повышенная способность ксерофитов добывать воду связана в основном с корнями. В целом у ксерофитов бывает более мощная, чем

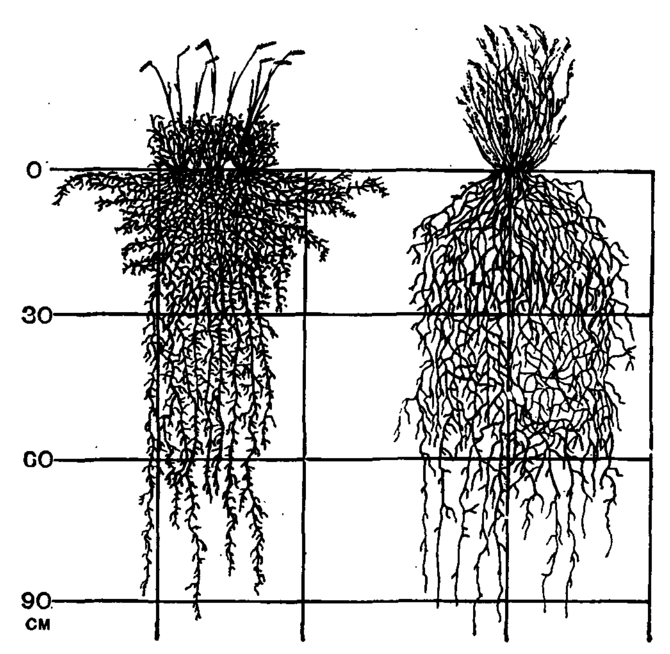


Рис. 52. Корневая система Aristida purpurea (справа) и Bouteloua gracilis (слева).

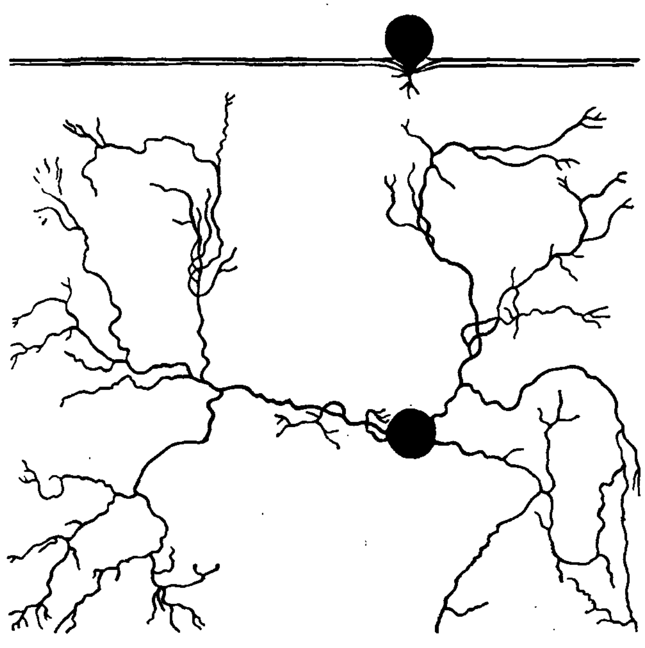


Рис. 53. Корневая система Echinocactus wislizeni (США, Аризона). Вверху — корневая система видна на вертикальном разрезе почвы. Горизонтальные корни расположены не глубже 2 *см*. Внизу — та же корневая система в проекции на горизонтальную плоскость.

у мезофитов и гигрофитов, корневая система. Можно различить по крайней мере три типа ее организации.

У некоторых ксерофитов особенно энергично растет главный корень. Направляясь вертикально вниз, он достигает у взрослого растения тех глубоких горизонтов, где субстрат постоянно влажен, не просыхает. Такой корень может достигнуть и грунтовых вод или по крайней мере дорасти до зоны их капиллярного поднятия. Установлено, что иногда главный корень проходит сквозь толщу, измеряемую метрами и даже десятками метров. Так, у желтой люцерны главный корень достигает 6—8 *м* глубины, а у живущей в полупустынных и пустынных районах верблюжьей колючки стержневой корень достигает 18—20 *м* глубины (рис. 51). В достаточно влажных слоях стержневой корень обильно ветвится, и благодаря этому растение обеспечивает себя водой.

Второй тип организации корневой системы характеризуется наличием множества корней (обычно придаточных), которые, образуя разветвления нескольких порядков, густо пронизывают весь объем почвы, охватываемый корневой системой в целом. Такое строение корневой системы, характерное, например, для дерновинных злаков (рис. 52), дает возможность растению очень интенсивно использовать почву как источник воды (а также и элементов минерального питания). Такие корневые системы наблюдаются у мезоксерофильных и даже у мезофильных растений. Они свойственны, например, ржи, пшенице, овсу и ряду других хлебных растений и некоторым сорнякам. Изучение корневой системы ржи показало, что совокупность длины всех корней одного экземпляра в посеве, при расстоянии между особями 15 *см*, составляет почти 1 *км*. Если растение живет вне посева, то, не встречая препятствий со стороны соседей, совокупная длина корней достигает почти 80 *км*. Еще большей мощности может достигнуть корневая система у овсюга (более 86 *км*).

Все эти цифры возрастают во много раз, если к ним прибавить совокупную длину корневых волосков.

Третий тип организации корневой системы — поверхностная система. Она также слагается из множества разветвлений, главным образом из придаточных корней, которые, однако, не углубляются в почву, а располагаются на небольшой глубине. Такая корневая система может активно обеспечивать наземные части растения водой только во время выпадения осадков, которые улавливаются сетью корней, всасываются ими, как только вода попадает в почву. Такого рода корневые системы эффективны в том случае, если растение способно

запасать воду, сохраняя ее в своем теле и медленно расходуя во время длительной засухи.

Каждый из трех типов корневых систем ксерофитов ориентирован на разные источники воды. Растения с глубоко проникающим стержневым корнем используют глубинную воду, представляющую хоть и труднодостижимый, но достаточно надежный постоянный источник водоснабжения. Растения с поверхностным типом корневой системы ориентированы на максимальное использование осадков почти в момент их выпадения. Такие растения имеют возможность в большей степени использовать осадки, чем растения с глубинной корневой системой. Мощная корневая система, интенсивно пронизывающая весь доступный растению объем почвы, занимает промежуточное положение. Она использует воду, проникшую в почву и задержанную ею, т. е. не ушедшую в глубину, где залегают грунтовые воды.

Эти три варианта корневых систем не исчерпывают их разнообразия, тем более что часто у одного и того же растения можно встретить комбинации разных принципов строения. Так, например, у дерновинных злаков наших степей корневая система построена по второму типу, но весной и после выпадения дождей у них развивается масса поверхностных корней, которые значительно повышают эффективность восприятия воды.

Все эти особенности гомойогидридных ксерофитов характеризуют главнейшие морфологические особенности ксерофитов. Но им присуще и известное физиологическое своеобразие, ведущей чертой которого, свойственной большинству ксерофитов, является повышенное осмотическое давление. С ним тесно связаны пониженная оводненность и повышенная сосущая сила. Всякое изменение в водном балансе растения отражается на его оводненности, а это приводит к изменению осмотического давления и зависимой от него сосущей силы.

Рассматривая жизнь растений при недостатке осадков и низкой относительной влажности воздуха, следует учитывать, что водный режим растений тесно связан с другими функциями, в частности с фотосинтезом. Так, сокращение потери воды благодаря закрытию устьиц влечет за собой сокращение поступления углекислого газа и, следовательно, снижение фотосинтеза, приводящее к ограничению или даже прекращению роста.

Растения, способные жить в засушливых условиях, по-разному преодолевают их. У некоторых практически нет структурных приспособлений для перенесения недостатка влаги. Их существование в засушливом климате возможно вследствие того, что они, находясь в течение всей засухи в состоянии покоя, быстро переходят к активной жизнедеятельности и в течение короткого промежутка времени ($1^1/_2$—2 месяца) завершают годичный цикл развития. Такие растения называют эфемерами (однолетние, сохраняющиеся в сухое время только в виде семян) и эфемероидами (многолетние, сохраняющиеся в виде луковиц, клубней, корневищ, прекращающих рост на сухое время и переживающие его на некоторой глубине под поверхностью почвы). Эфемерные растения построены, как мезофиты. Это — мезофиты, «убегающие» от засухи.

Другую своеобразную категорию растений, переносящих засушливые условия, представляют суккуленты. Суккуленты способны накапливать в своих тканях много воды и медленно расходовать ее. Запасаемая вода сохраняется в листьях таких растений, как агавы, алоэ, очитки и др., которые называются листовыми суккулентами. Стеблевые суккуленты содержат воду в стеблевых органах (кактусы, кактусовидные молочаи, стапелии и др.); причем листья у таких растений редуцированы, превращены в колючки; кутикула очень толстая, покрытая воском; устьица немногочисленные, погруженные и в период засухи закрытые, вследствие чего рост у этих растений очень медленный. Осмотическое давление низкое. Количество воды, скопляющейся в теле, может быть очень велико. Например, некоторые кактусы североамериканских пустынь накопляет от 1000 до 3000 *л* воды. Довольно широко распространены суккуленты, запасающие воду в подземных органах: в клубнях, корневищах и даже в корнях.

Прочие ксерофиты можно разделить на две недостаточно резко разграниченные группы — эуксерофиты и гемиксерофиты. Иногда первую группу, в свою очередь, подразделяют на две ступени — эуксерофиты и ксерофиты. Среди же гемиксерофитов часто различают мезоксерофиты и ксерофиты.

Эуксерофиты — ксерофиты в собственном смысле слова, характеризуются пониженной транспирацией, особенно в часы наибольшей сухости воздуха. Гемиксерофиты (полуксерофиты) — растения, способные существовать в засушливых условиях благодаря достаточно мощной корневой системе. Эти растения испаряют много воды, так как в единице их поверхности содержится большое количество устьиц и сильно развита система жилок в листьях. У некоторых гемиксерофитов сумма длин всех жилок в пределах 1 $см^2$ может превышать 1200 *мм*. Число устьиц на нижней поверхности листа у каждого из этих растений приближается к 450 на 1 $мм^2$. Гемиксерофиты могут довольно энергично расти и сохранять свежую листву даже в наиболее сухое время.

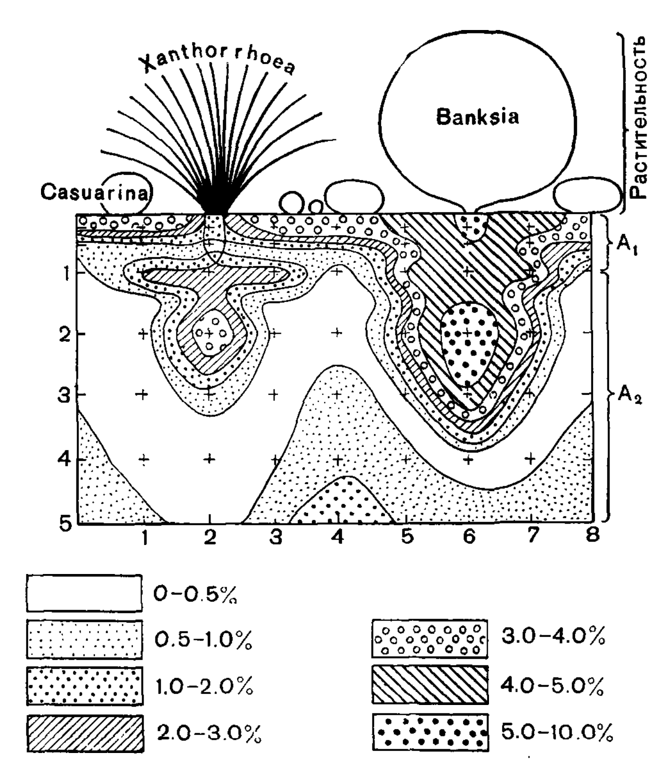


Рис. 54. Распределение влажности в почве маккии Южной Австралии на 24/III после небольшого дождя.

Вертикальный и горизонтальный масштаб одинаковы: каждое деление соответствует 1 англ. футу (около 30 *см*). Объяснение в тексте. A_1 и A_2 — почвенные горизонты.

В случае недостатка воды такие растения иногда способны уменьшать испаряющую поверхность, сбрасывая листья или заменяя их более мелкими. Гемиксерофиты могут тратить воду на испарение в большем количестве, чем мезофиты.

Таким образом, в пределах групп растений, отличающихся отношением к водообеспеченности, имеется гамма переходов от совершенно неиспаряющих погруженных гидатофитов к полуназемным и малоиспаряющим наземным растениям (гигрофитам), далее к более испаряющим — мезофитам — и наконец опять к малоиспаряющим эуксерофитам. Другими словами, максимально и минимально обеспеченные водой растения испаряют ее меньше, чем растения, занимающие промежуточное положение.

Мы рассмотрели основные черты зависимости растений от влагообеспеченности, которая в конечном счете создается сочетанием абиотических факторов: количеством осадков, их распределением, свойствами субстрата, температурными условиями. Возникает вопрос: влияют ли сами растения на водные условия их жизни? Такое влияние, несомненно, есть. Во всяком случае, нельзя, например, отрицать, что, по мере того как запас влаги, образовавшийся в почве, используется растениями, происходит некоторое иссушение субстрата. Оно может быть ликвидировано, если пройдет дождь, и временное иссушение субстрата может пройти бесследно для растений. Если количество осадков невелико и они выпадают главным образом в начале вегетации, то к середине летнего сезона при достаточно высокой температуре в почве неминуемо должен возникнуть существенный недостаток воды. Действительная картина влияния растений на влажность почвы, вероятно, довольно сложная. На рисунках 54 и 55 показан результат исследования содержания воды в песчаной почве, занятой жестколистными кустарниками в Южной Австралии. На рисунке 54 изображено распределение влажности после выпадения дождя (24 *мм*) 24 марта (в середине засушливого периода) в почве, которая до того была равномерно сухой. Данные рисунка 54 позволяют заключить, что по крайней мере два растения — ксанторрея и банксия — очень сильно повлияли на распределение этой порции влаги: под ними, особенно под банксией, почва оказалась наиболее увлажненной. Влияние тех же растений на распределение влаги после окончания влажного периода, в начале летней засухи, показано на рисунке 55. Под банксией на глубине от 60 *см* и более создалось пятно сильного иссушения (влажность 0,5—1,0%), а по мере приближения к поверхности влажность возрастает и под самым кустом близ корневой шейки достигает 4,0—5,0%, т. е. того уровня, на котором влажность держится в почве на глубине 180—190 *см* от поверхности. При объяснении отраженной в этих рисунках влажности почвы необходимо связывать ее с деятельностью указанных растений.

Благодаря испарению воды непосредственно с поверхности растительного покрова почва под густой растительностью получает меньшее количество атмосферной воды, чем то, которое улавливается дождемерами. Растительность живет как бы в климате с иным количеством осадков. В некоторых случаях это может иметь, по-видимому, существенное значение.

Ранее было указано, что, в частности, еловый лес «не допускает» до почвы примерно 30% всего количества осадков. Этим предупреждается переувлажнение почвы, которое может привести к заболачиванию; ель же не переносит заболачивания. В глубине леса, так же как у поверхности земли, под достаточно густым травяным покровом создается повышенная влажность воздуха, которая влияет на проростки и ювенильные особи деревьев (в лесу) и трав, образующих сомкнутую массу на лугах, а также на растения, во взрослом состоянии низкорослые и занимающие место вблизи почвы

(лесные травы и кустарники, мхи и стелющиеся цветковые).

Примеров воздействия отдельных растений, особенно целых их сообществ, на среду можно было бы привести много. Все они свидетельствуют о том, что растительные организмы в совокупности создают свой особый, внутренний климат — микроклимат. Их деятельность отражается на световом режиме, температурных условиях, влажности воздуха, распределении влаги в почве. Можно к этому прибавить, что под влиянием растительности изменяются ветровые потоки. Например, над кронами дубового леса в течение почти 500-часовых наблюдений только в 10% случаев был констатирован штиль (скорость ветра менее 0,7 *м/сек*), в то время как непосредственно над почвой этого леса штилевые промежутки времени составляли 98%.

Нередко думают, что лес как бы притягивает осадки, а после вырубки лесов осадков становится меньше. Из этого делают вывод, что характер растительности имеет прямое влияние на формирование местного климата. Действительно, некоторые данные, подтверждающие такое положение, имеются. Только увеличение количества осадков в облесенных местностях по сравнению с необлесенными невелико и достигает не более 6%. Есть также данные, что влажность воздуха в ближайших окрестностях лесных массивов бывает повышенной.

Более значительное участие леса в формировании влажности климата заключается в следующем. Массы воздуха, движущегося от Атлантического океана к востоку, проходя над Гольфстримом, обогащаются влагой. Двигаясь над материком, воздух теряет влагу в виде осадков, но он может вновь обогатиться водяным паром за счет испарения с поверхности Земли. Наиболее мощным испарителем является лесная растительность, которая и становится поставщиком атмосферных осадков для районов, располагающихся восточнее и юго-восточнее по пути движения океанического воздуха, пришедшего с запада. Испаряя воду, растительный покров может вернуть в атмосферу тем бóльшую часть полученной из нее воды, чем мощнее аппарат, испаряющий воду, и чем меньше атмосферных осадков уходит в виде стока за пределы испаряющего массива.

Лесная растительность не только является наиболее мощным испарителем влаги, но и в наибольшей степени предохраняет воду атмосферных осадков от поверхностного стока.

Состав и движение воздуха. Газовая фаза среды обитания наземных растений служит для них резервуаром углекислого газа. Его содержится в воздухе в среднем, всего 0,03%, но его потребление в процессе фотосинтеза постоянно пополняется за счет дыхания животных, микро- и макроорганизмов почвы и животного населения океана, сжигания огромных масс органического вещества (топливо) и, наконец, выделений из недр Земли. В результате в атмосфере поддерживается такое количество углекислого газа, которое сравнительно мало (в абсолютных показателях) отклоняется от средней нормы. Более или менее заметные отклонения ограничены и в пространстве, и во времени.

Содержащийся в воздухе кислород (21%) используется растениями и животными при дыхании.

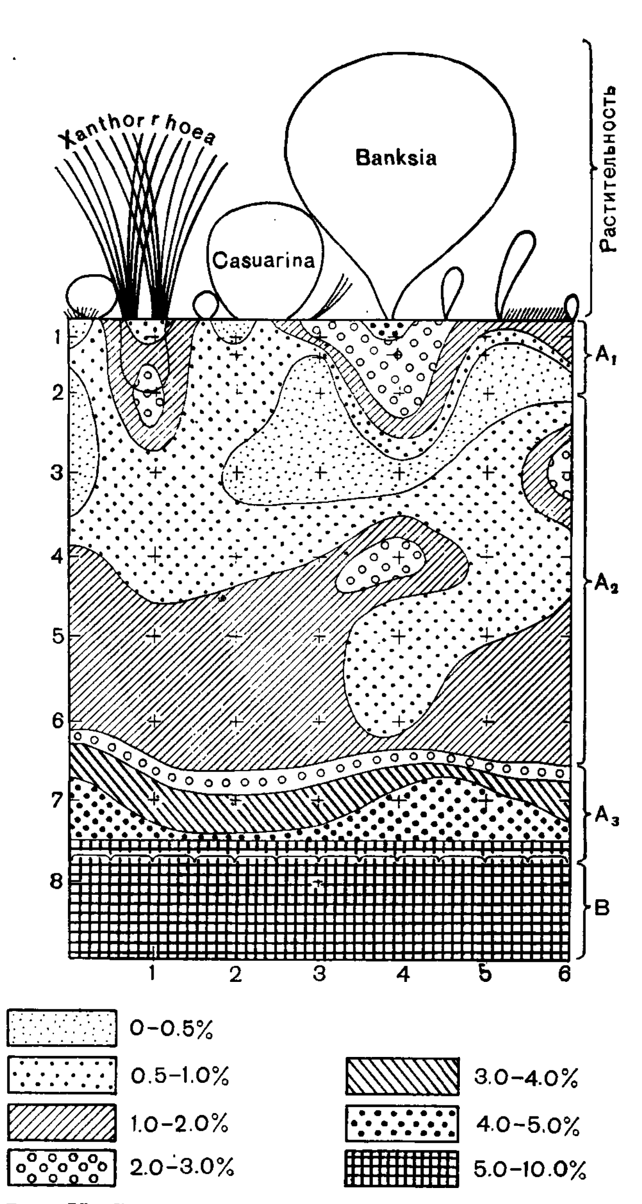


Рис. 55. Распределение влажности в почве в том же месте (см. рис. 54) после периода дождей, к началу засушливого времени, 13/XII. Объяснение в тексте.

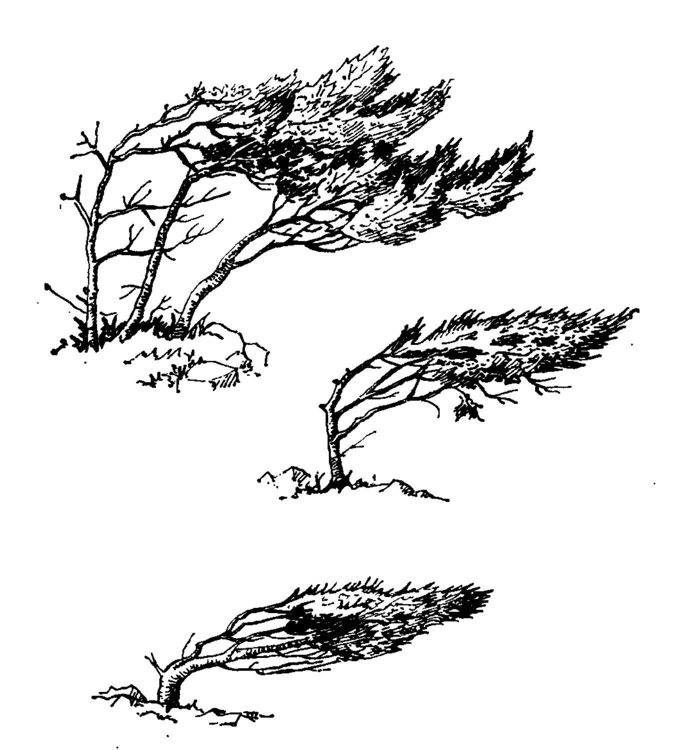


Рис. 56. Влияние ветра на обычно правильную крону можжевельника Juniperus excelsa. Крым, берег моря; флагообразная крона.

Наиболее обильный (79,5%) газ атмосферы — азот — подавляющей массой растений не усваивается. Нуждаясь в этом химическом элементе, растения потребляют его в виде азотсодержащих соединений. Только очень немногие растения (некоторые бактерии, сине-зеленые водоросли) удовлетворяют свою потребность в азоте за счет запасов этого газа в воздухе. Значение таких азотфиксирующих растений огромно, они обогащают почву азотсодержащими соединениями.

Иногда существенную роль играют ядовитые газовые примеси, имеющие значение главным образом в местностях с высокоразвитой индустрией. Наиболее существенная роль принадлежит двуокиси серы. Это кислородное соединение серы сильно подавляет рост растений. Ядовитое действие начинается уже при содержании одной объемной части двуокиси серы в 200 000—500 000 объемов воздуха. Во многих промышленных центрах наблюдается значительно более высокая концентрация этого газа.

На жизнь растений большое влияние оказывает и движение воздуха. Роль его разнообразна. Общеизвестно, что воздух является важным фактором распространения растений, переносчиком семян, плодов и тем более спор растений. Он играет большую роль в опылении растений: все голосеменные растения ветроопыляемы, ветром же переносится пыльца и многих покрытосеменных растений. Кроме того, ветер действует на растения иссушающе, вследствие того что во время ветра порции воздуха, обогащенные паром, выделенным растением, уносятся и заменяются более сухими. Но новые порции воздуха могут принести и новые дозы углекислого газа. Ветер несколько охлаждает растение, однако если воздух содержит много сильно нагретых пылевых частиц, то температура вокруг растения может значительно повыситься. В целом влияние ветра сложно и разнообразно. Ветер иногда вызывает значительные изменения в облике растения. Это касается главным образом одиночных деревьев, растущих на берегу моря и в горах, где преобладают ветры одного направления и большой силы; иссушающее воздействие ветра сказывается в основном на наветренной стороне кроны. Здесь иссушение листьев может значительно возрастать вследствие изгибания листьев очень сильным ветром. При этом воздух, заполняющий межклетники, выжимается наружу, благодаря чему иссушение резко возрастает. Сильное иссушение приводит к замедлению роста ветвей с наветренной стороны дерева, и в итоге формируется односторонняя, асимметричная крона, иногда вовсе лишенная ветвей с наветренной стороны (рис. 56). Ураганные ветры не только обламывают крупные ветви, но и валят даже целые деревья. Ураган может погубить лес на большой площади лесопокрытой местности.

Механическое и иссушающее действие постоянных ветров в процессе эволюции привело к возникновению своеобразных жизненных форм растений.

Следовательно, чтобы оценить конкретную климатическую обстановку в каком-нибудь географическом пункте, надо мысленно обобщить действие и взаимодействие всех климатических факторов и суммировать все изменения погоды в данном месте в течение года. Приближенно это можно определить с помощью климадиаграмм. При построении климадиаграмм учитывают наиболее мощные и важные для растений климатические характеристики — влажность и тепловые условия. Так, изображенные на рисунке климадиаграммы для Москвы, Каира и Дуалы (Камерун) показывают резкое своеобразие климата каждого из этих пунктов. Конечно, климадиаграммы не учитывают еще ряда экологически важных особенностей климата: общее количество солнечной энергии, число безоблачных дней в году и их распределение, господствующие ветры, их направление по сезонам года и скорости и т. п. Но все эти показатели могут быть использованы дополнительно для выявления более тонких отличий между климатами со сходными климадиаграммами.

Эдафические факторы определяются свойствами субстрата. Субстрат может быть незначительно затронут процессами физического выветривания или в результате воздействия организмов поверхностный слой невыветренной породы ее превращается в почву. Почва — тело сложного состава с закономерным взаимоположением отличающихся друг от друга слоев (или горизонтов). Термин «почва» применяется иногда не только к почвам сформированным, но и формирующимся и даже к субстратам, еще не затронутым почвообразовательным процессом. Почва играет в жизни растения роль среды укрепления, водоснабжения и минерального питания.

Оценивая почву как среду укрепления, надо учитывать, что для укрепления в почве растение должно проникнуть в нее корнями (или ризоидами) и расти в ней. С этой точки зрения слитные массы твердых горных пород, проникновение в которые возможно только по трещинам или вследствие химического разрушения породы самим растением, существенно отличаются от рыхлых песчаных наносов или измельченных продуктов длительного физического и химического разрушения. Между этими крайностями возможны многочисленные переходы. Прочная же связь растения с почвой необходима, так как у большинства высших растений только ею обеспечивается возможность непрерывного развития особи. Отрыв от субстрата ставит растение на грань гибели.

Роль почвы в качестве среды, снабжающей растение водой, весьма велика, и различные почвы в этом отношении очень неодинаковы. Прежде всего почва должна удерживать воду.

Вода атмосферных осадков, достигающая уровня грунтовых вод, присоединяется к грунтовым водам. Часть грунтовой воды под действием капиллярных сил несколько поднимается вверх. Грунтовая вода и вода капиллярной каймы доступны растению, если оно способно преодолеть корнями толщу субстрата, лежащую выше. Мощность этой толщи, очевидно, определяется глубиной залегания грунтовой воды.

Вода атмосферных осадков, выпадающая на поверхность почвы, доступна растениям в меру того, насколько она впитывается в почву и удерживается ею. Удерживаемая почвой вода может находиться в разных состояниях. Коллоидные (глинистые и гумусовые) почвенные частицы обладают отрицательным электрическим зарядом, и на их поверхности с огромной силой удерживается несколько слоев молекул воды. Эта вода прочносвязанная, или гигроскопическая. Но сила притяжения, которой обладают почвенные частицы, не исчерпывается даже при максимально возможном количестве гигроскопической воды. За счет неиспользованной силы притяжения вокруг почвенных частиц образуется более или менее толстый водный слой так называемой пленочной (рыхлосвязанной) воды. Она удерживается уже с меньшей силой, чем гигроскопическая, и отличается от нее еще и тем, что может передвигаться в жидкой фазе от частиц, где водная оболочка толще, к частицам, где она тоньше, в то время как гигроскопическая вода передвигается только при условии перехода ее в парообразное состояние. Движение пленочной воды крайне медленное, и сила тяжести на него влияния не оказывает. Прочая влага, находящаяся в почве, свободная и находится под влиянием силы тяжести и капиллярных сил.

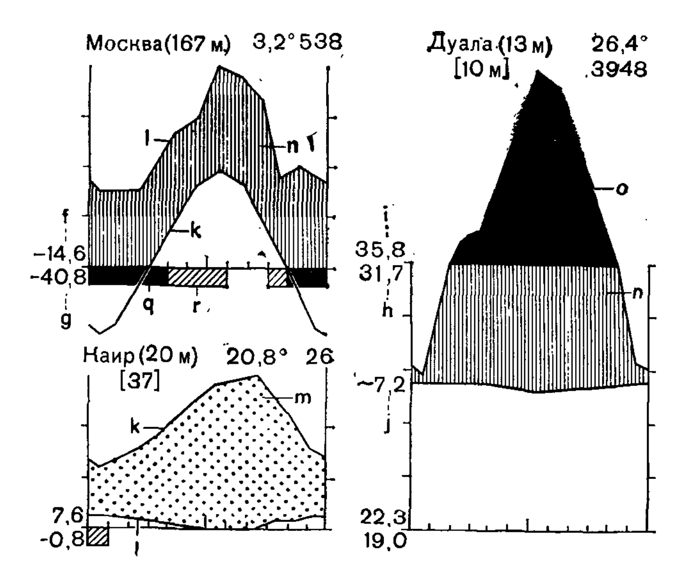


Рис. 57. Климадиаграммы Москвы, Каира и Дуалы.

Двенадцать делений горизонтальной шкалы соответствуют одному году. Месяцы с годовой температурой ниже 0° закрашены на базовой полосе черным; месяцы, в которые возможны заморозки и морозы, заштрихованы. Кривые отражают годовой ход температур и осадков. Одному делению вертикальной шкалы температур соответствует 5°C, а одному делению шкалы осадков 10 *мм*. При таком соотношении масштабов засушливой части года соответствуют месяцы, когда температурная кривая располагается выше кривой осадков. Обратное расположение выделяет влажную часть года. Указаны также высота над уровнем моря, средняя годовая t°C, годовое количество осадков, число наблюдений. Наиболее важные обозначения: *l* — кривая среднемесячного количества осадков; *k* — кривая среднемесячных температур; *m* — засушливый период; *n* — влажное время года; *o* — среднемесячное количество осадков, превышающее 100 *мм* (уменьшено в 10 раз).

Вся прочносвязанная (гигроскопическая) вода совершенно не усваивается растением и составляет «мертвый запас» влаги. Количественно мертвый запас зависит от степени измельченности почвенных частиц. Чем они мельче, тем больше их совокупная поверхность, тем больше воды находится в прочносвязанном состоянии. Недоступность гигроскопической воды для растений объясняется огромными силами, с которыми она притягивается почвенными частицами

и которые не способна преодолеть сосущая сила корней. Так, устойчивое увядание растений начинается задолго до того, как в высушиваемой почве остается только гигроскопическая вода. Из этого следует, что некоторая часть пленочной воды тоже может быть недоступной растениям.

Для оценки субстрата как среды водоснабжения надо учитывать, что часть воды, попавшей в почву, может испариться. Потеря воды при испарении в атмосферу тем больше, чем больше измельчен субстрат и чем, следовательно, сильнее развита в нем система капиллярных полостей. Но при одной и той же степени измельченности трата воды на испарение может быть различной, если в одном случае почва бесструктурна, а в другом обладает водопрочной структурой. В последнем случае между структурными частицами возникают некапиллярные промежутки, прерывающие движение воды по капиллярам по направлению к поверхности почвы. Образование структурных отдельностей обусловлено наличием в почве цементирующих веществ, прежде всего гумуса. Кроме того, возникновению структуры способствует и непосредственное участие корней. Корни, пронизывая толщу субстрата, оказывают механическое давление и уплотняют его, а сеть корней в известной мере способствует обособлению структурных частиц.

Все это очень важно для понимания взаимоотношения между растением и почвенной средой его жизни. Гумус, или перегной, представляет бесструктурную органическую массу в почве, возникающую в результате разрушения органических остатков. Если такое важное свойство, как структура почвы, создается с определенным участием веществ растительного происхождения и при активном участии корней, то не только растения зависят от почвы, но и почва зависит от растений. Кроме того, постоянное потребление воды растениями приводит к десукции почвы, дыхание корней влияет на состав почвенного воздуха, а следовательно, и на состав почвенного раствора.

К такому же выводу приводит рассмотрение почвы как источника минерального питания. Растение извлекает из почвы целый ряд элементов в значительных или крайне малых количествах (микроэлементы). Все элементы поступают в растение преимущественно в виде ионов. Ионы находятся в почвенном растворе и беспрепятственно усваиваются растением, но многие элементы находятся в почве в составе сложных соединений и усваиваются растением из твердой фазы почвы. Изучение питания растений показало, что количественное соотношение минеральных элементов в растении и в почве разное, т. е. потребление минеральных веществ растением носит избирательный характер. Минеральное питание — процесс обменный, т. е., усваивая то или иное количество катионов или анионов, растение отдает в обмен на них эквивалентное количество других ионов и катионов (чаще всего H^+ и HCO_3^-, которые образуются в результате выделения корнями углекислоты). Следовательно, минеральное питание растений до известной степени меняет химический состав почвы.

Кроме того, поглощенные растением минеральные вещества с опадом (отмершие листья, ветви) попадают на поверхность почвы или в самые верхние ее слои в составе более или менее сложных органических соединений. Органические соединения разрушаются гетеротрофными организмами: грибами, бактериями и др. В результате элементы минерального питания, добытые корнями, попадают на поверхность почвы и в ее верхние горизонты. Происходит, следовательно, перераспределение минеральных веществ, обогащение верхних слоев почвы, доступных корням, за счет более глубоких — происходит миграция минеральных веществ. Итак, почва как среда минерального питания с поселением на ней растительности изменяется при активном воздействии растительности.

Рельеф. Принято различать три категории рельефа — макрорельеф, мезорельеф и микрорельеф. Рельеф непосредственного влияния на жизнь растения не оказывает, но он дифференцирует поверхность и этим изменяет напряженность некоторых факторов. Следовательно, за счет рельефа увеличивается разнообразие местообитаний.

Макрорельеф создает на ограниченной площади настолько большую амплитуду высот, что в связи с этим возникает целая серия различных климатических комплексов; соответственно с высотой меняется и растительность. Вертикальная поясность горной растительности объясняется в первую очередь тем, что с высотой в горах меняется температура. Каждым 100 *м* подъема по вертикали соответствует снижение годовой температуры на 0,5—0,6°С. В связи с этим меняются режим осадков и условия освещения. Изменение растительности с поднятием в горы (вертикальная поясность) иногда сходна с изменением растительности на равнине по мере движения от подножия данной горной системы в сторону полюса того же полушария (горизонтальная зональность).

В горах часто приходится встречаться со сложной картиной размещения поверхностных выходов горных пород разного возраста, происхождения, физических свойств и химического состава. Они вынесены (в разных местах разные) из глубин или обнажены сопутствующим горообразовательному процессу размы-

вом. Образовавшиеся в результате горообразования складки отделены долинами, а водные потоки, в течение больших промежутков времени бежавшие по склонам, создали сложную систему вторичных эрозионных долин, каждая из которых имеет свои склоны, уступы, водотоки. Горная местность всегда представляет массу разнообразных топологических элементов, каждый со своей экспозицией, со своими углами наклона, с различной силой размывающего действия водных потоков и с почвами разной степени выработанности, формирующимися или сформировавшимися на разных горных породах. Не удивительно, что нередко исследователь флоры встречает в горах величайшее разнообразие видов растений, в основе обусловленное пестротой жизненных условий и тем, что расселение растений в горных районах часто сдерживается высотой хребтов, через которые затруднен перенос семян. Горы часто выступают в роли настолько непреодолимых барьеров, что они становятся пограничными рубежами целых флор (Альпы и Пиренеи в Европе, Гималаи в Азии и др.).

Рельеф средних форм — мезорельеф — не может иметь столь обширного и разнообразного влияния на условия жизни растений, как макрорельеф, однако он в малом масштабе повторяет картину, наблюдаемую в горах. Если разница высот в 100 *м* снижает температуру на 0,5 °С, то вершины холмов на равнинах (где-нибудь в предгорьях Карпат или Урала, на Донецком кряже и т. п.) могут все-таки создать «осеверенную» обстановку, пригодную для поселения леса среди степей. Северные и южные склоны, отличающиеся по инсоляции от горизонтальных плато, создают приют, соответственно, более северно и более южно распространенным растениям. Ложбины стока иной раз вскрывают водоносные пласты на склонах или пласты, своеобразные по составу породы. Со склонов в понижения стекает вода, вызывая появление вдоль водотоков более влаголюбивой растительности. Стекая со склонов, вода уносит поверхностные частицы почвы; часто наиболее плодородные откладываются в пониженных местах, создавая здесь особенно благоприятные условия минерального питания.

В равнинных местностях часто на фоне скудной растительности, покрывающей горизонтальные плато, иной раз попадаются сочлененные пышные пятна. Особенно заметны такие участки в середине лета среди разнотравных или луговых степей. И всегда такое пятно соответствует небольшому понижению, западине. Здесь создаются условия повышенного (сравнительно с соседними точками равнины) увлажнения, а дно такой западины понижено всего-то на несколько десятков сантиметров. Чем ближе к районам, где летом бывает глубокая засуха, тем большее значение приобретают эти ничтожные понижения и повышения — элементы микрорельефа.

Рельеф создает разнообразие условий и комплексов растений в данной географической области. Благодаря рельефу фактическая площадь, пригодная для растений, возрастает.

Биотические факторы объединяют все организмы животной и растительной природы и микроорганизмы, которые могут оказать то или иное влияние на жизнь данного растения, его особей или совокупностей особей (популяций), а через это и на жизнь вида. Биотические факторы крайне разнообразны благодаря огромному видовому разнообразию организмов и специфичности жизнедеятельности каждого вида. Биотические воздействия на растения бывают прямыми (например, поедание травы животным) и непрямыми (изменение среды, в которой живет растение). Если при прямых воздействиях важно иногда воздействие одной особи животного существа на растение, то непрямое влияние становится, как правило, заметным, если оно слагается из деятельности многочисленных особей. Впрочем, прямые и непрямые влияния не всегда можно разграничить. Животные уничтожают растения (съедают, вытаптывают), выступают в роли переносчиков семян и плодов и воздействуют на растения как опылители. Влияние опылителей огромно, особенно в случаях, когда цветки растения приспособлены к опылению только одним опылителем или очень ограниченным кругом их.

Большую роль в жизни растений играет животный мир почвы. Животные подгрызают корни, размельчают и переваривают остатки растений, передвигаются в почве, разрыхляя ее, пропуская через кишечник частицы почвы, изменяют их химизм и строение. Земляные муравьи и землерои из числа позвоночных (кроты, суслики, мышевидные грызуны) насыпают холмики на поверхности почвы, создавая условия для поселения сорных растений.

При массовом распространении роющих животных они превращают всю площадь какого-нибудь сообщества (луга, степи и т. п.) в неустойчивую среду, где свежие холмики из выбросов на поверхность материалов более глубоких почвенных горизонтов чередуются с соседними участками, еще не покрытыми выбросами. Холмики, насыпанные роющими животными, отличаются от соседних, еще не засыпанных площадей в химическом отношении, особенно если выносимый на поверхность материал извлекается из заметной глубины. Тогда может возникнуть местное засоление или, наоборот, опреснение субстрата. Отличаются такие хол-

мики и в физическом отношении — плотностью сложения, размерами и прочностью структуры. Кроме того, здесь устанавливается особый режим водоснабжения. Выступая над общим уровнем поверхности, они легче иссушаются. В целом поверхностные образования такого рода образуют отличную от соседних точек среду жизни растений — благоприятную для одних организмов и мешающую развитию других. С течением времени, по мере того как возникают новые сурчины и сусликовины, старые размываются дождями и разрушаются ветрами. Атмосферные воды вымывают из них растворимые соединения, вновь унося их в глубины почвы. Через некоторое время эдафические условия жизни на месте прежних выбросов сравниваются с окружающей ровной площадью.

На этом примере наглядно видно, что деятельность животных может дифференцировать, разнообразить даже такой, казалось бы, консервативный элемент среды растительной жизни, как почва,— продукт очень длительного исторического изменения поверхностных выходов геологических напластований под совместным влиянием климата и организмов.

Влияние растений на другие растения также разнообразно. Отметим прежде всего влияние п а р а з и т о в. Особенно многочисленны они среди грибов. Таковы ржавчинные, головневые грибы и многие другие, способные быстро распространяться и охватывать своим вредоносным действием огромные количества особей растения-хозяина.

Паразиты представляют такую форму односторонне выгодного сожительства, когда между растениями устанавливается принужденный обмен веществ. Случаи, когда хозяин способен не только оказывать сопротивление паразиту, но и извлекать из него некоторую пользу, послужили, вероятно, основой выработки в процессе эволюции особой формы сожительства (взаимопаразитизма), причем достаточно устойчивой и производящей впечатление «мирного сожительства». Такое сожительство называется с и м б и о з о м. Примерами могут служить микоризы, лишайниковые симбиозы.

Сожительство растений может быть и без прижизненного обмена веществ. В этих случаях растение, живущее на другом, используя последнее только как место прикрепления, называют э п и ф и т о м. Частным случаем эпифитизма являются э п и ф и л л ы, т. е. растения, использующие в качестве опоры только листья другого растения. Эпифиты и эпифиллы могут заметно влиять на свой субстрат, затрудняя газообмен и другими путями.

Сходную по отсутствию прижизненного обмена веществ категорию представляют л и а н ы — растения, имеющие недостаточно твердые и устойчивые стволы и ветви достаточно высоких растений или обвиваются вокруг их стволов, порою мешая росту последних в толщину («душители деревьев»).

Но чаще всего влияние фитобиотического фактора проявляется в форме изменения среды данного растения жизнедеятельностью окружающих его прочих растений. В основном это влияние видно в изменении световых условий, уменьшении нагрева, препятствии ночному охлаждению, в задержании части осадков, повышении влажности воздуха, иссушении почвы корнями, а также в конкуренции за элементы минерального питания и за воду.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

Когда мы путешествуем и попадаем в края с непривычными, экзотическими для нас ландшафтами, поневоле в первую очередь обращаем внимание на общий облик, или габитус, растений, создающих этот ландшафт. Житель умеренной лесной полосы в тундре непременно обратит внимание на низкорослые, иногда ползучие (шпалерные) кустарники и кустарнички — полярные виды березы и ивы, толокнянку (табл. 14), водянику; в высокогорьях Памира будет с любопытством рассматривать «растения-подушки» — терескен, акантолимон (табл. 19); в целинных казахстанских степях — крупные плотные дерновины ковылей.

В тропических странах ему бросятся в глаза пальмы, и он отметит, что крона их состоит не из многочисленных толстых и тонких ветвей, покрытых на концах довольно мелкими листьями, как у наших привычных деревьев, а из огромных перистых или пальчатых листьев, собранных на верхушке ствола в пучок или розетку. У мадагаскарского «дерева путешественников» (Ravenala), напоминающего пальму (табл. 19), нашего туриста поразит особое расположение листьев — веерное, в одной плоскости, а у родственного ему банана — форма «ствола», от самого подножия окутанного длинными трубчатыми основаниями листьев. Оказывается, что «ствол» этот в действительности ложный, а само растение — не дерево, а гигантская трава с подземным клубневидным многолетним стеблем. В мексиканских пустынях мы будем удивляться огромным безлистным кактусам с колоннообразными сочными стволами, а в высокогорьях Анд, где-нибудь в парамосах Колумбии, — высоким (5—6 *м*) фигурам эспелеций (Espeletia) — своеобразнейших древовидных сложноцветных, которые местные жители называют «монашками». Столь же причудливы древовидные крестовники (Senecio), тоже из сложноцветных (в горах тропической Африки).

Все необычные для нас формы растений мы поневоле будем сравнивать с обычными для нас, господствующими в умеренном ландшафте, — лесными деревьями, кустарниками, травами.

Первым обратил внимание на ландшафтную роль «основных форм» растений крупнейший немецкий ученый-путешественник, «отец географии растений» А. Гумбольдт (1806). Он разделил все растения на 16 «форм», названия которых часто совпадают с наименованиями крупных систематических групп («форма пальм», «форма мимозовых», «форма алоэ»), однако он имел в виду не родственные отношения, а конвергентное сходство в облике. Он отметил, например, что к «форме алоэ» надо отнести не только виды рода Aloë и некоторые другие лилейные, но и многие бромелиевые (например, ананас), имеющие такие же сочные заостренные листья, скученные на верхушке стеблей, а к «форме казуарин» — не только своеобразные австралийские деревья казуарины с безлистными зелеными веточками, но и такие же безлистные крупные африканские хвощи, эфедры, среднеазиатский джузгун (Calligonum) и т. д. К «форме кактусов» он отнес также поразительно с ними сходные по внешнему виду африканские молочаи.

Естественно, в создании ландшафта, «физиономии» растительного покрова, той или иной страны играют решающую роль формы надземных органов растений: величина и ветвление стволов, формы крон, направление роста стеблей, размеры и формы листьев и т. п. Но это лишь часть габитуальных признаков.

Скрыты от непосредственного наблюдения, но не в меньшей степени важны для характеристики общего облика растения его подземные органы. Разгребая лесную подстилку, копая яму или пропалывая грядки, мы непременно заметим, что у ландыша и пырея отдельные побеги, которые нам без раскопки казались самостоятельными индивидами, под землей соединены длинными ветвящимися горизонтальными корневищами, покрытыми придаточными корнями; у люцерны и горного клевера-белоголовки (Trifolium montanum) вглубь уходит длинный и толстый стержневой корень; у цветущей ранней весной хохлатки (Corydalis halleri) под землей круглый желтый клубень, а у одного из сорных видов лука (Allium rotundum) интересная луковица, похожая на луковицу культурного чеснока. Все эти подземные органы дополняют картину общего облика, особенно у травянистых растений, где надземные части, ежегодно отмирающие к осени, на первый взгляд кажутся однообразными. По подземным частям можно судить о способах перезимовки, вегетативного возобновления и размножения растений.

Таким образом, габитус растений определяется формой и величиной их вегетативных надземных и подземных органов, составляющих в совокупности систему побегов и корневую систему. Часть побегов и корней или даже все они могут быть значительно видоизменены.

Именно вегетативные органы обеспечивают питание, рост, всю индивидуальную жизнь растения. Они постоянны и необходимы, тогда как органы репродуктивные — соцветия, цветки, плоды, семена, шишки, спорангии — могут в некоторых случаях вообще не появиться на растении, а если появляются, то в большинстве случаев заметно не влияют на габитус, тем более что существование их временно.

Форма побеговой и корневой систем — результат роста. Поэтому часто в ботанической литературе употребляется термин «форма роста» как синоним общего габитуса растения. Но не менее часто встречаются и другие понятия — «жизненная форма», или «биоморфа», которые не вполне равноценны «форме роста» и габитусу.

Термин «жизненная форма» был введен в 80-х годах прошлого века известным датским ботаником Е. Вармингом — одним из основоположников экологии растений. Варминг понимал под жизненной формой «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания». Это очень глубокое и емкое определение.

Во-первых, оно подчеркивает, что жизненная форма, т. е. форма вегетативного тела, индивида не остается постоянной, а меняется во времени по мере взросления и старения растения.

В самом деле, растение в течение всей своей жизни растет, увеличивается в размерах, по мере возможности захватывает новое пространство над землей и под землей, образует новые побеги, корни, теряет более старые части, иногда вегетативно размножается и перестает быть единым индивидом. Однолетний сеянец

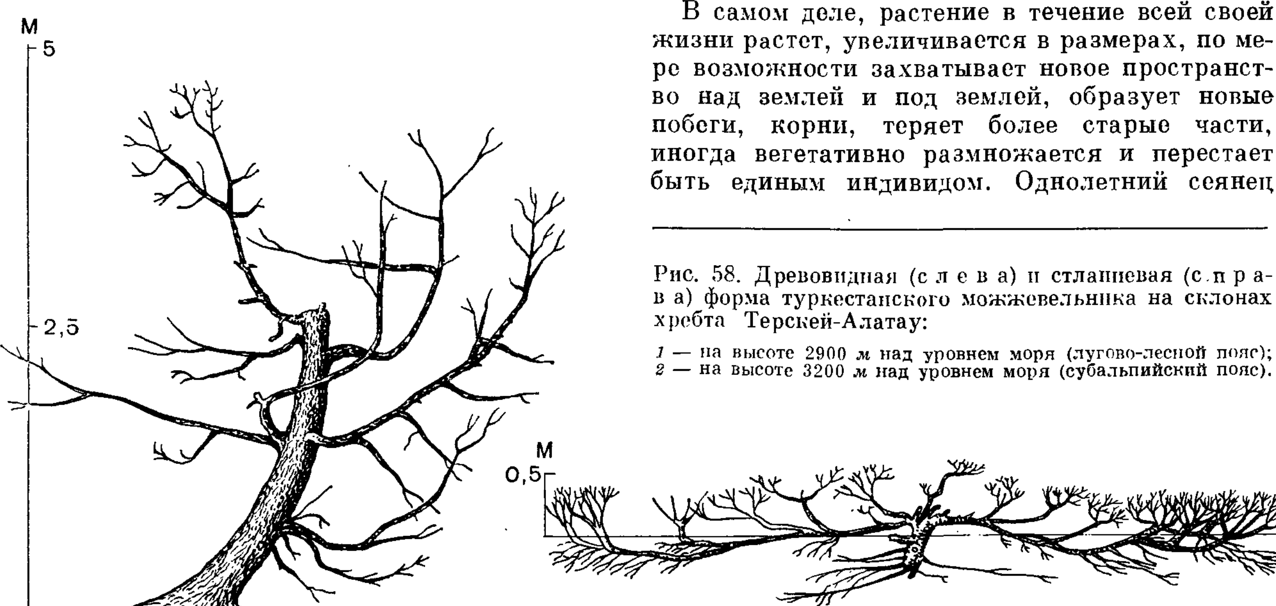


Рис. 58. Древовидная (слева) и стланиевая (справа) форма туркестанского можжевельника на склонах хребта Терскей-Алатау:

1 — на высоте 2900 м над уровнем моря (лугово-лесной пояс);
2 — на высоте 3200 м над уровнем моря (субальпийский пояс).

дуба еще ничем не напоминает могучее дерево с толстым стволом и ветвистой кроной, а пневая поросль, которая вырастает после того, как дуб срубили, имеет облик, не похожий ни на сеянец, ни на дерево, хотя все это разные этапы жизни одной и той же особи.

Во-вторых, из определения явствует, что важнейшую роль в становлении жизненной формы, во всех ее изменениях играет внешняя среда. И в самом деле, сеянец дуба, развивающийся в питомнике при хорошем освещении и питании, очень скоро становится настоящим деревцем с главным стволом, а сеянец, выросший в лесу, в густой тени, долго остается низкорослым корявым «торчком» (лесоводственный термин) без явного главного стволика. Взрослая особь обыкновенной ели в лесной зоне имеет привычный для нас облик стройного дерева с острой верхушкой, а на Крайнем Севере, на пределе своего распространения, она растет горизонтально, образуя плотно прижатый к субстрату стланец.

Но гармония с внешней средой не означает, конечно, что жизненная форма любого растения бесконечно пластична и зависит только от непосредственно действующих на него в данный момент условий. Каждый вид растений реагирует на внешние воздействия в рамках своих наследственно закрепленных возможностей, запрограммированных генетическим кодом. У особей каждого вида проявляется своя «норма реакции», не позволяющая, допустим, землянике стать развесистым деревом даже в самой благоприятной для роста и ветвления обстановке. И далеко не всякий вид дерева может в крайних условиях существования приобрести стелющуюся форму, как это бывает у ели и туркестанского можжевельника (рис. 58). А главное, говоря о гармонии с внешней средой, мы подразумеваем, что во всем ходе формообразования, особенно в уже сложившейся типичной жизненной форме взрослой особи данного вида, проявляются черты наследственной, исторически выработавшейся в процессе естественного отбора приспособленности растения к тому комплексу внешних факторов, который господствует в области его распространения.

В понятие «жизненная форма» со времен Варминга непременно вкладывается представление о соответствии ее структурных особенностей условиям жизни, об адаптивном, приспособительном значении тех или иных габитуальных признаков, используемых для характеристики жизненной формы.

И. Г. Серебряков называет жизненной формой своеобразный габитус определенных групп растений, возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды и исторически сложившийся в данных почвенно-климатических и ценотических условиях как выражение приспособленности к этим условиям.

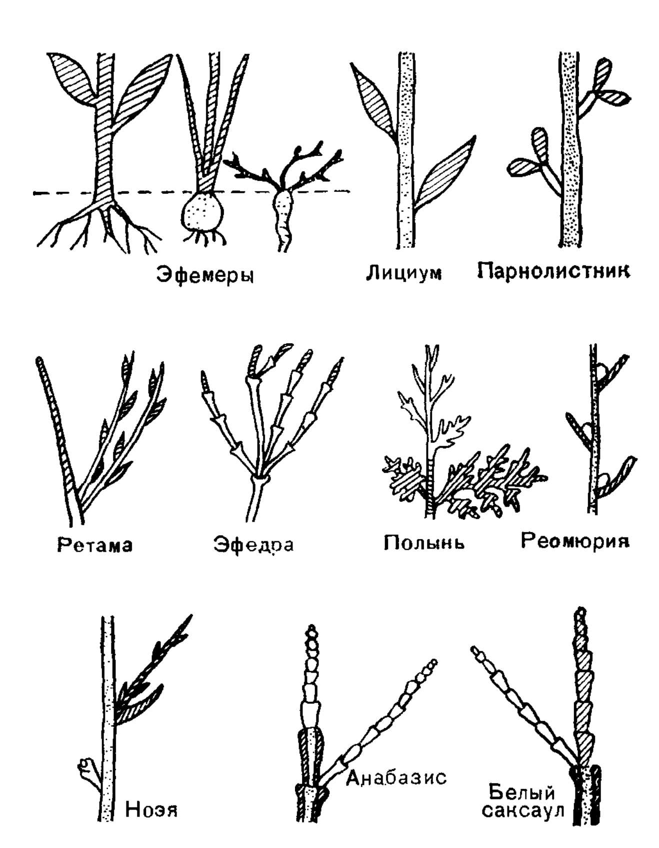


Рис. 59. Побеги разных пустынных растений Ближнего Востока (схема).

Заштрихованы ассимилирующие части, которые при недостатке влаги опадают (белые — остающиеся части). Точками заполнены многолетние неассимилирующие части.

Е. М. Лавренко, предпочитающий термину «жизненная форма» термин «экобиоморфа», подчеркивает, что экобиоморфы являются «как бы типовыми адаптационными организменными системами, существующими в определенных условиях среды».

Взаимосвязь жизненной формы со средой и ее приспособительный смысл можно иллюстрировать, скажем, на примере лиан или лазающих растений. Лианы характерны главным образом для влажнотропического леса и там весьма разнообразны; жизненную форму лианы приобретают многочисленные совсем не родственные между собой виды. В условиях высокой влажности почвы и особенно воздуха, при обильном почвенном питании и обилии тепла, но при сильном затенении под пологом древесных крон побеги лиан сначала очень быстро растут в длину. При этом они несут черты этиоляции: стебли сильно вытягиваются, но остаются слабыми, листья на них недоразви-

тые. Слабые стебли вынуждены опираться на соседние растения, часто они обвивают их благодаря круговым движениям верхушечных почек. Только впоследствии ткани стеблей деревянистых лиан укрепляются механическими тканями, сохраняя, однако, большую гибкость. В результате такого способа роста, тесно связанного с внешними условиями, растения быстро достигают верхних ярусов леса, где их побеги оказываются уже в условиях благоприятного освещения, не несут признаков этиолирования, развивают нормальные зеленые листья, цветки и плоды.

Так лиановидная форма роста — один из возможных путей приспособления растений к жизни во влажнотропическом лесу — оказывается биологически выгодной жизненной формой, помогающей «преодолеть» недостаток солнечного освещения.

Полегание и горизонтальный рост побегов арктических кустарников и кустарничков обусловлены комплексом климатических и почвенных условий тундры: повышенной влажностью субстрата в сочетании с низкими температурами воздуха и почвы, недостатком минерального питания и т. д. Но шпалерная жизненная форма в этих условиях оказывается приспособительной, биологически выгодной, увеличивая стойкость растений при постоянных холодных и иссушающих ветрах, во время суровой малоснежной зимы.

Плотнодерновинный облик степных злаков способствует сохранению влаги в дернине во время летней засухи. Но в тех же засушливых условиях не менее биологически выгодной оказывается и луковичная жизненная форма (например, у степных тюльпанов), когда влага сохраняется в подземных водозапасающих органах луковицы, надземные же побеги во время засухи отмирают: растение «убегает» от засухи.

Последние два примера показывают, что структурные приспособления к одним и тем же условиям могут быть совсем неодинаковыми у разных видов растений. Подтверждение этому можно видеть и на рисунке 59, где схематически показаны разные приспособления к перенесению сухого времени года у растений пустынь Ближнего Востока. Видно, что одни растения при наступлении засухи погибают целиком, оставляя лишь жаростойкие семена (однолетние эфемеры); другие (эфемероиды) «убегают» от засухи, сохраняя только подземные многолетние органы (корни, луковицы); третьи летом частично или полностью сбрасывают листья, части листьев, целые зеленые безлистные веточки и даже зеленую ассимилирующую кору, сохраняя над землей надежно защищенные покровными тканями системы многолетних стеблей с почками возобновления. Все эти признаки габитуальные, определяющие жизненную форму растений, и притом динамические, отражающие сезонную изменчивость жизненной формы каждой особи. На этих же примерах можно показать разницу между жизненной формой и экологической группой.

Все обсуждаемые засухоустойчивые растения по их отношению к влаге можно отнести к экологической группе ксерофитов, но по структурным особенностям и всему внешнему облику, т. е. по жизненной форме, они неодинаковы.

Таким образом, жизненные формы как типы приспособительных структур демонстрируют, с одной стороны, разнообразие путей приспособления разных видов растений даже к одним и тем же условиям, а с другой — возможность сходства этих путей у растений совершенно неродственных, принадлежащих к разным видам, родам, семействам. Поэтому классификация жизненных форм — а при большом разнообразии без нее не обойтись — не может совпадать с обычной классификацией систематиков, основанной на строении репродуктивных органов и отражающей общность происхождения, «кровное» родство растений. Классификация жизненных форм основана на структуре вегетативных органов и отражает параллельные и конвергентные пути экологической эволюции.

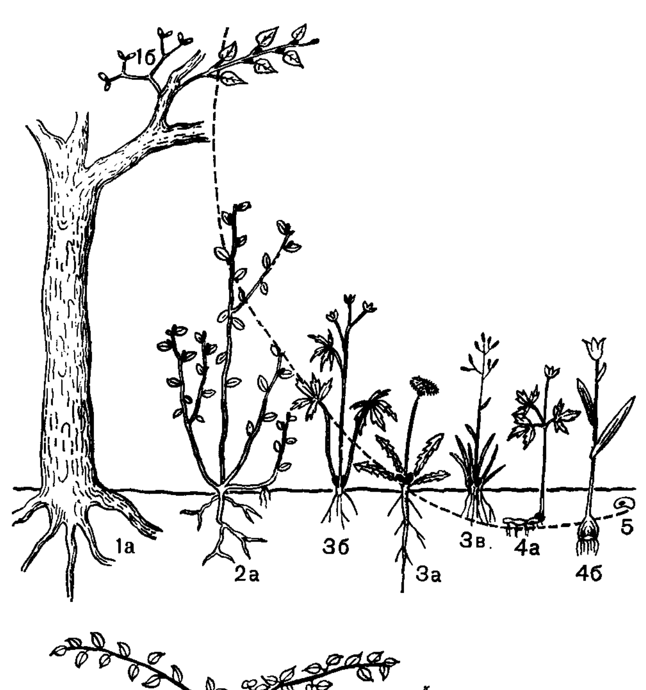
Итак, каждая особь в течение своей жизни постоянно меняет жизненную форму. Но жизненная форма как классификационная единица, объединяющая группы сходных по облику растений, должна быть более определенной и ограниченной. Обычно, говоря о типичных жизненных формах того или иного вида какого-либо фитоценоза, имеют в виду жизненные формы взрослых, нормально развитых особей. Признаки, на которых строится классификация, разнообразны и разномасштабны. Гумбольдт, например, подметил наиболее броские физиономические черты, особо не выделяя приспособительное их значение. Варминг отмечал, что для характеристики жизненных форм нужны очень многие биолого-морфологические признаки, в том числе отражающие поведение растения и его органов во времени: общая длительность жизни особи, длительность жизни отдельных побегов и листьев, способность к вегетативному возобновлению и размножению и характер органов, обеспечивающих эти процессы. Но вследствие большого числа признаков четкой системы жизненных форм он не построил.

Наибольшую популярность не только среди ботаников, но и среди неспециалистов завоевала классификация жизненных форм, предло-

женная крупным датским ботаником К. Раункиером. Раункиер очень удачно выделил из всей совокупности признаков жизненных форм один чрезвычайно важный признак, характеризующий приспособление растений к перенесению неблагоприятного времени года — холодного или сухого. Этот признак — **положение почек возобновления** на растении по отношению к уровню субстрата и снегового покрова. Раункиер связал это с защитой почек в неблагоприятное время года.

По Раункиеру, жизненные формы растений можно подразделить на пять главнейших типов: **фанерофиты** (Ph), **хамефиты** (Ch), **гемикриптофиты** (HK), **криптофиты** (K) и **терофиты** (Th) (от греч. слов «фанерос» — открытый, явный; «хаме» — низкий, приземистый; «геми» — полу-; «криптос» — скрытый; «терос» — лето; «фитон» — растение). Схематически эти типы показаны на рисунке 60 (вверху).

У фанерофитов почки зимуют или переносят засушливый период «открыто», достаточно высоко над землей (деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты). В связи с этим они обычно защищены специальными почечными чешуями, имеющими ряд приспособлений главным образом для сохранения конуса нарастания и молодых зачатков листьев, заключенных в них от потери влаги. Почки хамефитов располагаются почти на уровне почвы или не выше 20—30 *см* над ней (кустарнички, полукустарнички, стелющиеся растения). В холодном и умеренном климате эти почки очень часто получают зимой дополнительную защиту, помимо собственных почечных чешуй: они зимуют под снегом. Гемикриптофиты — обычно травянистые растения; их почки возобновления находятся на уровне почвы или погружены очень неглубоко, главным образом в подстилку, образуемую листовым и прочим мертвым растительным отпадом,— это еще один дополнительный «покров» для почек. Среди гемикриптофитов Раункиер различает «протогемикриптофиты» с удлиненными побегами, ежегодно отмирающими до основания, где располагаются почки возобновления, и розеточные гемикриптофиты, у которых укороченные побеги могут зимовать на уровне почвы целиком (рис. 60). Криптофиты представлены либо **геофитами** (G), у которых почки находятся в земле на некоторой глубине (они подразделяются на корневищные, клубневые, луковичные), либо **гидрофитами**, у которых почки зимуют под водой. Терофиты — особая группа; это однолетники, у которых все вегетативные части отмирают к концу сезона и зимующих почек не остается,— эти



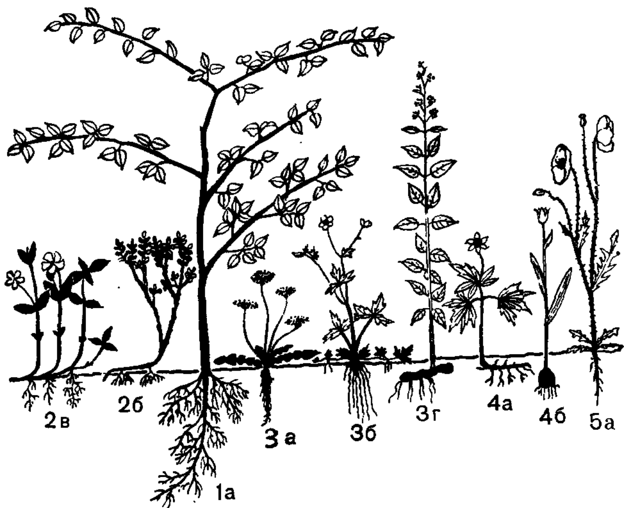


Рис. 60. Жизненные формы растений по Раункиеру (схема):

1 — фанерофиты (*1а* — тополь, *1б* — омела); *2* — хамефиты (*2а* — брусника, *2б* — черника, *2в* — барвинок); *3* — гемикриптофиты (*3а* — одуванчик, розеточный гемикриптофит, *3б* — лютик, *3в* — кустовой злак, *3г* — вербейник обыкновенный, «протогемикриптофит»); *4* — геофиты (*4а* — ветреница, корневищный геофит, *4б* — тюльпан, луковичный геофит); *5* — терофиты (*5а* — мак-самосейка). Вверху — черным показаны зимующие почки возобновления (пунктирная линия — уровень их расположения); внизу — соотношение отмирающих и перезимовывающих частей (черным — остающиеся, белым — отмирающие на зиму).

растения возобновляются на следующий год из семян, перезимовывающих или переживающих сухой период на почве или в почве.

Ясно, что раункиеровские типы — категории очень крупные, сборные. Раункиер подразделял их по разным признакам, в частности фанерофиты — по размерам (мега-, мезо-, нано-, микрофанерофиты), по характеру почечных покровов, по признаку вечнозелености

или листопадности, особо выделял суккуленты и лианы; для подразделения гемикриптофитов и геофитов он пользовался структурой их «летних побегов», характером подземных органов.

Раункиер применил свою систему для выяснения взаимосвязи жизненных форм растений и климата, и получилась замечательно четкая картина. В так называемых «биологических спектрах» он показал участие (в %) своих типов жизненных форм в составе флоры разных зон и стран.

Биологические спектры растительности в разных зонах земного шара

Области земного шара	Процент от общего числа исследованных видов				
	Ph	Ch	HK	K	Th
Тропическая зона					
Сейшельские острова	61	6	12	5	16
Ливийская пустыня	12	21	20	5	42
Умеренная зона					
Дания	7	3	50	22	18
Костромская область	7	4	51	20	18
Польша	8	4	54	15	19
Арктическая зона					
Шпицберген	1	22	60	15	2

В дальнейшем такими спектрами пользовались многие авторы. На основании анализа биологических спектров климат влажных тропиков был назван климатом фанерофитов, климат умеренно холодных областей — климатом гемикриптофитов, терофиты оказались господствующей группой в пустынях средиземноморского типа, а хамефиты активно участвуют и в тундровой и в пустынной растительности (что, конечно, указывает на неоднородность этой группы).

Подобные спектры могут быть очень показательными при анализе жизненных форм и в разных сообществах одной и той же климатической зоны.

Например, в пределах климата гемикриптофитов тем не менее можно различить сообщества, более близкие к тропическим по составу жизненных форм (широколиственные леса), несущие черты арктические (хвойные леса, высокогорья) и черты средиземноморские в смысле господства терофитов (полевые сорняки). Это легко объясняется различиями в условиях обитания этих сообществ, в частности их резко различным микроклиматом, степенью увлажнения, характером субстрата и т. д.

Скрупулезный анализ известных науке ископаемых растений на предмет их отнесения к той или иной группе жизненных форм показал, что в историческом аспекте группы эти неравноценны. Последовательность их возникновения и наиболее массового развития отражает смену климатических и других мощных физико-географических комплексов условий в различные геологические периоды. Наиболее древними оказались мега- и мезофанерофиты, получившие максимальное развитие в меловом периоде. В палеогене господствовали микрофанерофиты и лианы, в неогене развивались главным образом нанофанерофиты и гемикриптофиты. Самые молодые жизненные формы — хамефиты, геофиты и терофиты — максимально распространились в четвертичном периоде.

Интересно, что раункиеровские типы жизненных форм, отражающие приспособление к неблагоприятному времени года, оказались «универсальной реальностью», и признак положения почек всегда более или менее четко коррелирует с комплексом других, в том числе чисто физиономических, признаков. Поэтому классификацией Раункиера охотно пользуются не только ботаники, изучающие растительность холодных, умеренных, сезоннозасушливых областей, но и «тропические ботаники», имеющие дело с равномерно благоприятным климатом дождевых тропических лесов.

Другим примером использования одного важного признака жизненных форм для их классификации может служить подразделение, предложенное Г. М. Зозулиным. Принцип подразделения здесь совсем иной: жизненно важен прежде всего способ удержания растениями площади их обитания и способы распространения по ней, что в общем определяет сосуществование растений со своими соседями по фитоценозу. Выделено 5 основных типов жизненных форм: 1) реддитивные — многолетники, не возобновляющиеся при уничтожении их надземных частей («уступающие»); 2) реставтивные — многолетники, возобновляющиеся и «сопротивляющиеся» захвату площади другими особями; 3) иррумптивные — многолетники, не только возобновляющиеся, но и имеющие органы вегетативного разрастания и размножения, «вторгающиеся», «захватывающие» территорию у других растений; 4) вагативные — однолетние или двусезонные виды, не удерживающие площадь и прорастающие каждый раз на новом месте, «кочующие» или «блуждающие»; 5) инсидентные — не занимающие отдельной площади обитания, «сидящие» на других растениях (эпифиты, паразиты). Эти типы далее подразделяются по характеру отмирания органов, по типам побегов и т. д. и в конечном счете тоже закономерно распределяются по определенным климатическим областям. Однако здесь в центре внимания именно ценотические приспособления. Эта классификация

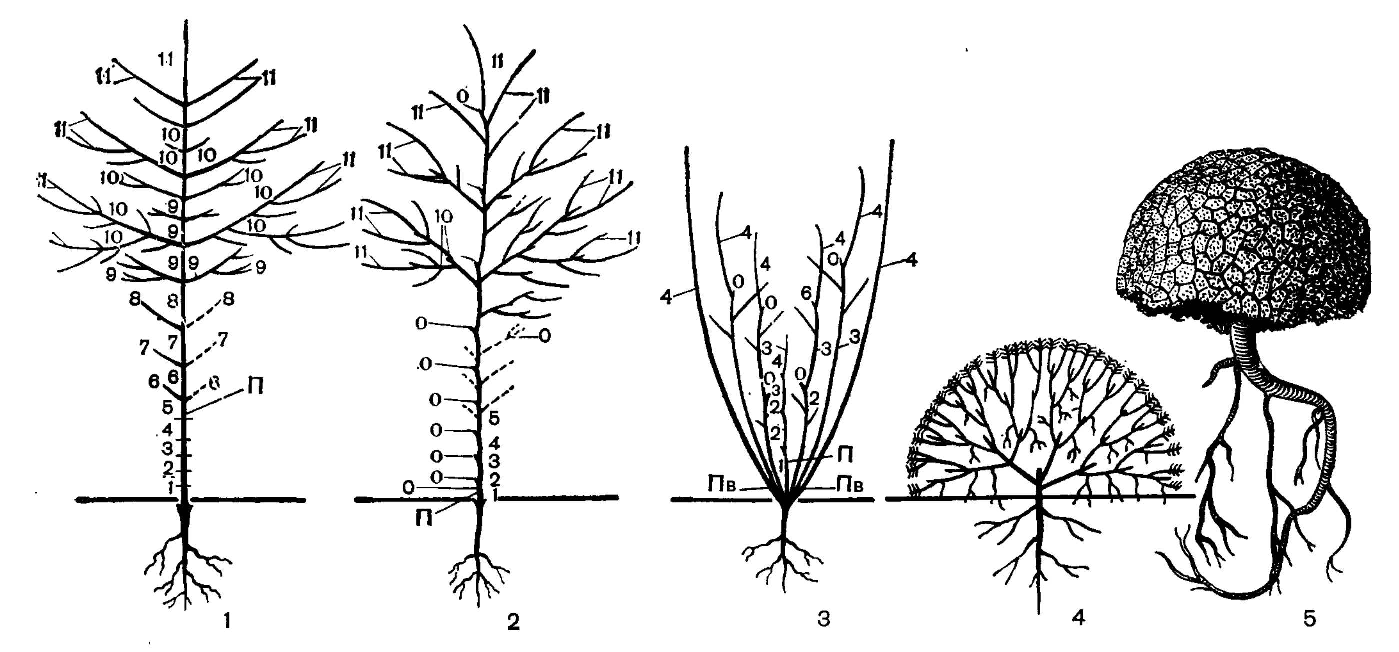


Рис. 61. Схема образования некоторых жизненных форм:

1, *2* — дерево; *3* — кустарник; *4*, *5* — подушка (*1—4* — схемы, *5* — Azorella selago из семейства зонтичных с острова Кергелен). На рисунках *1—3* мелкими цифрами указаны последовательные годичные приросты (пунктиром — уже отмершие). *П* — первичный (главный) побег, *О* — отмершие кончики побегов, *Пв* — почки возобновления у кустарника. *1* — ствол дерева, представляющий собой длительно растущий главный побег (моноподиальный); *2* — ствол «составной», т. е. сформирован из побегов последовательных порядков (симподиальный).

развивает систему жизненных форм, предложенную еще в 1915 г. крупным почвоведом и геоботаником Г. Н. Высоцким, где в основу положена «степень вегетативной подвижности» растений. Так, стержнекорневые или луковичные жизненные формы оказываются вегетативно неподвижными, а длиннокорневищные — подвижными.

По ходу изложения мы все время пользуемся, как само собой разумеющимися, терминами «дерево», «кустарник», «стланец», «подушка», «лиана», «корневищный травянистый многолетник» и т. д. Однако все они — тоже названия крупных категорий жизненных форм, различавшихся еще с древних времен. Недаром большинство этих названий давным-давно вошло в обиходный язык, а некоторые, наоборот, взяты из обиходного языка. Не всегда очевидна в этой эколого-морфологической классификации приспособительность той или иной жизненной формы. Например, для лиан, или лазающих растений, она, как мы видели, ясна, а вот к чему приспособлено «дерево»? Но, оказывается, и здесь можно обнаружить соответствие определенному комплексу внешних условий. Статистические подсчеты показывают, что самый высокий процент деревьев — во флоре влажнотропических лесов (до 88% в Амазонской области Бразилии), а в тундре и высокогорьях нет ни одного настоящего прямостоячего дерева. В области таежных лесов умеренно холодной зоны деревья хотя и господствуют в ландшафте, однако это всего 1—2 или несколько видов, составляющих ничтожный процент от общего числа видов, и они, как правило, имеют специальные приспособления для перенесения зимы либо в виде особой анатомической структуры и физиологических особенностей листьев (хвои), либо в виде закономерного листопада и т. п. Во флоре умеренной лесной зоны Европы деревья составляют не более 10—12% от общего числа видов.

Таким образом, жизненная форма дерева оказывается выражением приспособления к наиболее благоприятным для роста условиям — климатическим и ценотическим. Жизнь в лесу в окружении соседних деревьев вызывает необходимость вынесения органов ассимиляции вверх. У деревьев наиболее полно выражена способность к интенсивному и длительному росту побегов; вследствие этого деревья достигают наибольших для высших растений размеров. Помещая свои кроны высоко над землей, они занимают максимальное пространство.

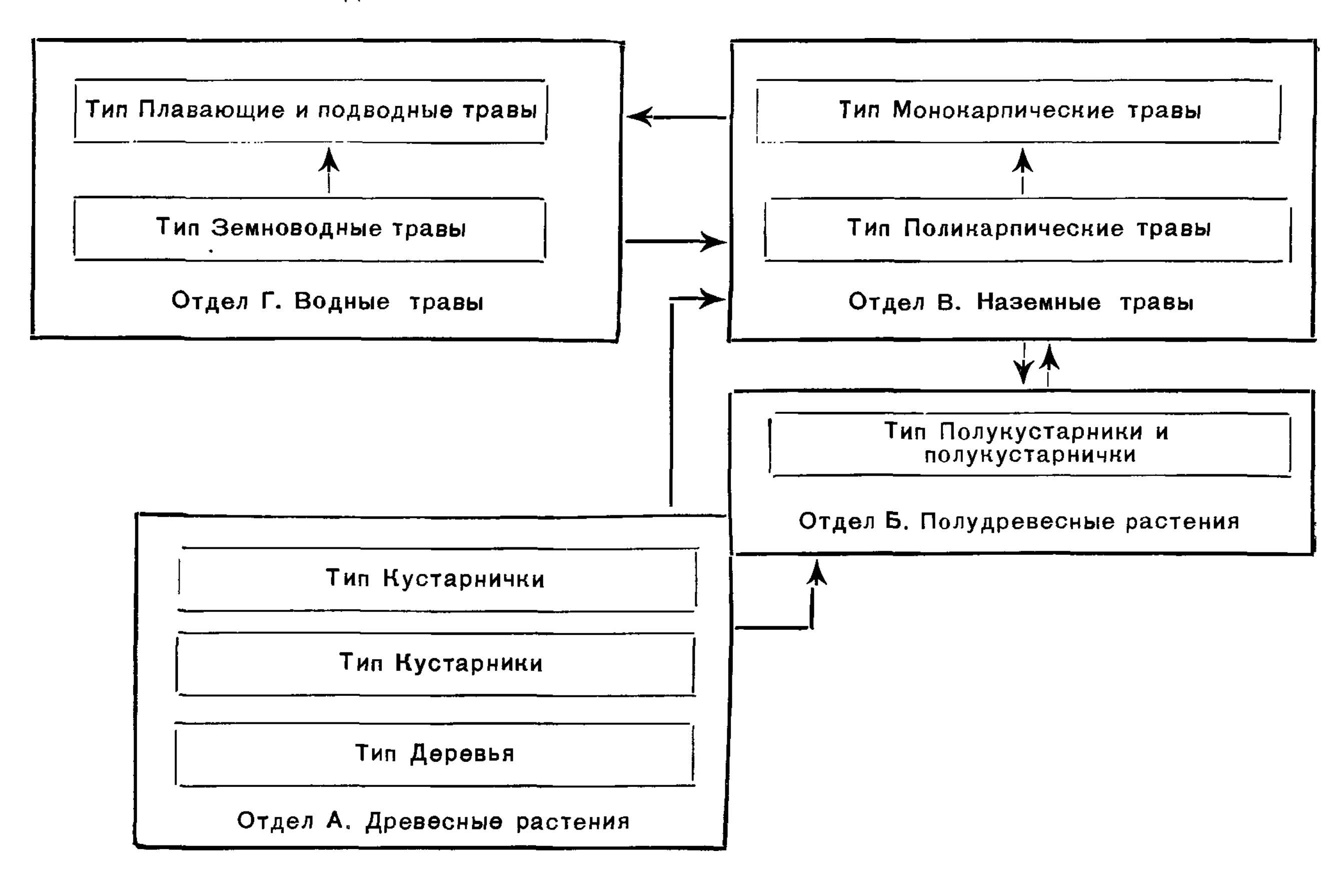
Отличительная черта всякого прямостоячего дерева — образование единственного ствола, биологически главной, «лидерной» оси, всегда стремящейся сохранить более или менее вертикальное направление роста и растущей интенсивнее остальных побегов (и в длину, и в

толщину). Ветвление, если оно выражено, у дерева обычно **акротонное**, т. е. наиболее сильные ветви развиваются ближе к верхушке ствола и его крупных ответвлений, а в нижних частях ствола боковые ветви или совсем не развиваются, или развиваются слабо и быстро отмирают. Так формируется **крона** в верхней части ствола (рис. 61).

В некотором роде антагонистом дерева оказывается растение-подушка, воплощающая наибольшую заторможенность роста всех побегов, вследствие чего возникает многократное равномерное ветвление без выделения «главного ствола»; каждая веточка подушки продолжает испытывать крайнее угнетение роста в длину (рис. 61). Подушковидные растения встречаются во всех зонах, но приурочены к наиболее неблагоприятным местообитаниям: с низкими температурами воздуха и почвы, с холодными штормовыми ветрами, с крайней сухостью почвы и низкой влажностью воздуха и т. п. Экологически разнообразные местообитания подушек (тундры, высокогорья, субантарктические острова и побережья, пустыни, скалы и осыпи) связывает один общий фактор: свободный доступ света, который играет, вероятно, немалую роль в подавлении роста их побегов.

Использовав и обобщив ранее предложенные классификации жизненных форм по морфологическим признакам, И. Г. Серебряков положил в основу своей системы признак длительности жизни всего растения и его скелетных осей, как наиболее четко отражающий влияние внешних условий на морфогенез и рост. Эта система выглядит следующим образом:

СООТНОШЕНИЕ ОТДЕЛОВ И ТИПОВ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ



Различие между деревьями, кустарниками, кустарничками, полукустарниками и полукустарничками и травянистыми растениями состоит, помимо разной степени одревеснения их стеблей, именно в длительности жизни и характере смены скелетных побегов в общей побеговой системе. Ствол у деревьев живет столько же, сколько и все дерево целиком,— от нескольких десятков до нескольких сотен лет, а иногда и до тысяч лет (мамонтово дерево). Спящие почки у основания ствола дают сестринские стволы только в случае, если главный ствол

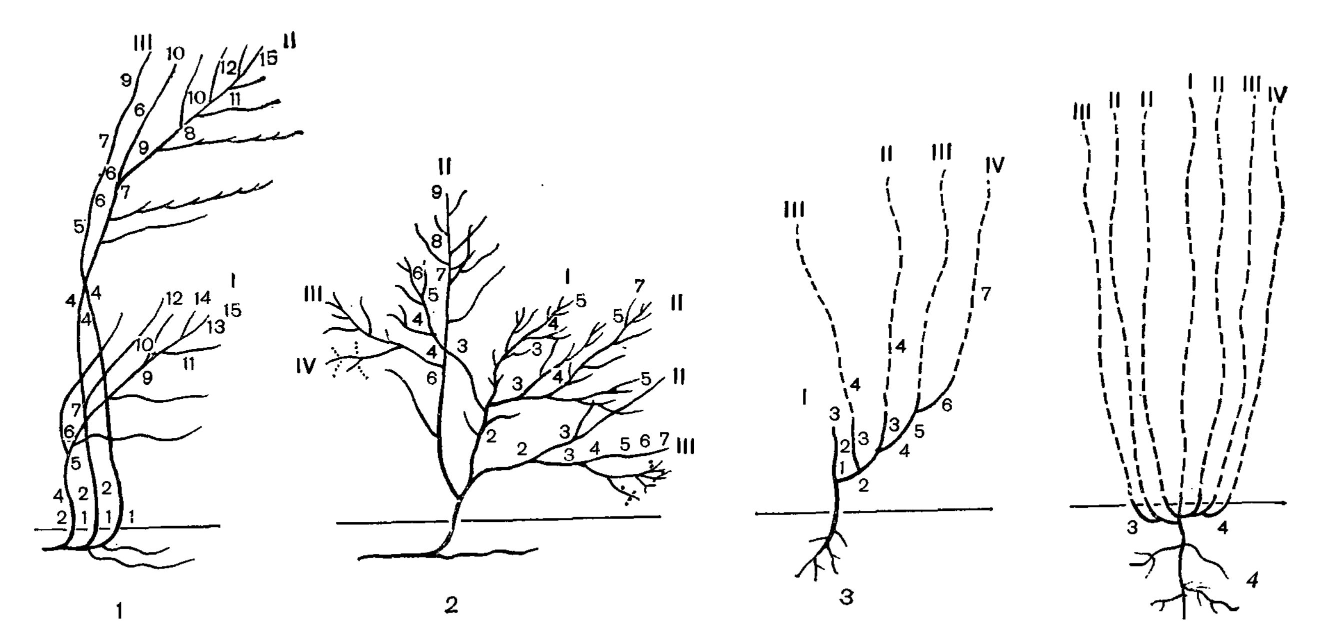


Рис. 62. Схема формирования куста:

1 — у кустарника; 2 — у кустарничка; 3 — у полукустарника; 4 — у длиннопобегового травянистого многолетника (протогемикриптофита). Точками и прерывистыми линиями обозначены ежегодно отмирающие части побегов; римскими цифрами — порядки основных структурных осей; мелкими арабскими цифрами — годичные приросты.

срублен или поврежден иным путем (пневая поросль). У кустарников (рис. 61) главный побег ведет себя как небольшое деревцо, однако довольно рано, на 3, 5, 10-й год жизни, из спящих почек у основания стволика начинают расти новые стволики, часто перегоняющие материнский и постепенно сменяющие друг друга.

В целом длительность жизни кустарника может быть тоже очень большой, в несколько сотен лет, но каждый из стволиков, или скелетных осей, живет в среднем 10—40 лет (крайние пределы — от 2 лет у малины до 60 с лишним лет у желтой акации, сирени и др.). Они сосуществуют во времени, сменяясь по мере отмирания главного и ближайших к нему дочерних стволиков в центре куста и появления новых на периферии куста.

Кустарнички представляют собой миниатюрные кустарники с тем же основным способом ветвления, однако они более низкорослы и длительность жизни отдельных скелетных осей у них меньше, 5—10 лет. Очень распространены кустарнички в тундрах, высоко в горах, на сфагновых болотах, под пологом хвойных таежных лесов (черника, брусника, голубика, клюква, вереск, водяника и т. д.). Многие из них принадлежат к семейству вересковых.

Соотношение между кустарниками, кустарничками, полукустарниками и многолетними травами с удлиненными побегами хорошо показано на рисунке 62. Если у кустарничков, как и у кустарников, в связи с цветением и плодоношением отмирают ежегодно очень небольшие части их побеговой системы, то у полудревесных, а особенно у травянистых жизненных форм это отмирание играет решающую роль в сложении общего облика растения. Полукустарники и полукустарнички, особенно характерные для пустынных и полупустынных областей (разные виды полыней, солянок), формируются по принципу кустарника, но имеют меньшую продолжительность жизни скелетных осей (5—8 лет) и к тому же ежегодно (во взрослом состоянии) теряют после цветения всю верхнюю часть своих годичных цветоносных побегов, иногда составляющую до $^{3}/_{4}$ и более от общей высоты побегов. Остающаяся деревянистая многолетняя система «пеньков» несет на себе почки возобновления, располагающиеся над землей (хамефиты, по Раункиеру). Это отражает специфику пустынных полукустарничков: почки не могут находиться в почве, которая летом чрезмерно перегревается.

У многолетних травянистых растений прямостоячие надземные побеги живут один вегетационный сезон и после цветения и плодоношения отмирают до основания. Но на остающемся основании под землей или на уровне почвы формируются зимующие почки (по Раункиеру, это геофиты или гемикриптофиты). У некоторых трав, розеточных и ползучих, надземные стебли могут жить и несколько лет, но

при условии, что они остаются плотно прижатыми к почве.

Подразделение наземных травянистых растений основано в системе И. Г. Серебрякова на признаке моно- или поликарпичности, т. е. способности к повторному плодоношению. Большинство многолетних трав — поликарпики, но бывают и монокарпики: несколько лет растут, оставаясь в виде вегетативной розетки, а потом зацветают и после плодоношения отмирают целиком. Так ведут себя многие наши зонтичные: тмин, порезник, дягиль — в средней полосе, ферулы — в Средней Азии.

К монокарпикам относятся и однолетники (терофиты), цветущие в первый год жизни; особенно краток жизненный цикл эфемеров, укладывающийся в считанные недели. В предгорных пустынях Средней Азии рано весной образуются эфемеровые луга, в составе которых преобладают однолетники. К началу мая они уже полностью исчезают, выгорают, оставляя в почве только семена.

Многолетние поликарпики подразделяются большей частью по форме подземных многолетних органов. Обычно различают стержнекорневые, кистекорневые, дерновые, коротко- и длиннокорневищные, клубневые, луковичные многолетние травы. Особый отдел составляют водные травы (табл. 15); они подразделены по самому броскому физиономическому признаку на погруженные (элодея), плавающие (кувшинки, водокрас) и земноводные (частуха, стрелолист, белокрыльник).

В пределах типа деревья тоже очень разнообразны. В основу их классификации положено строение надземных органов, однако корневые системы играют не последнюю роль в создании облика некоторых деревьев, даже без раскопок. Стоит лишь вспомнить о своеобразных досковидных корнях, корнях-подпорках, корнях-ходулях у многих тропических деревьев. Особенно ясна связь корней-подпорок с условиями обитания у мангровых растений, образующих заросли в полосе прилива и отлива у побережий океанов в тропиках. У них же нередко можно наблюдать торчащие из ила дыхательные корни, доставляющие кислород через воздухоносную ткань к глубоко расположенным частям корневой системы, где избыток влаги создает плохую аэрацию, недостаточное воздухоснабжение. А какие своеобразные формы стволов у саванновых «бутылочных деревьев» (табл. 17), запасающих в стволе воду! Известный африканский баобаб хотя и не принадлежит к «бутылочным», однако тоже отличается мощностью и толщиной ствола, богатого мягкой водозапасающей паренхимой. Еще более яркий пример деревьев с водозапасающими стволами — древовидные кактусы.

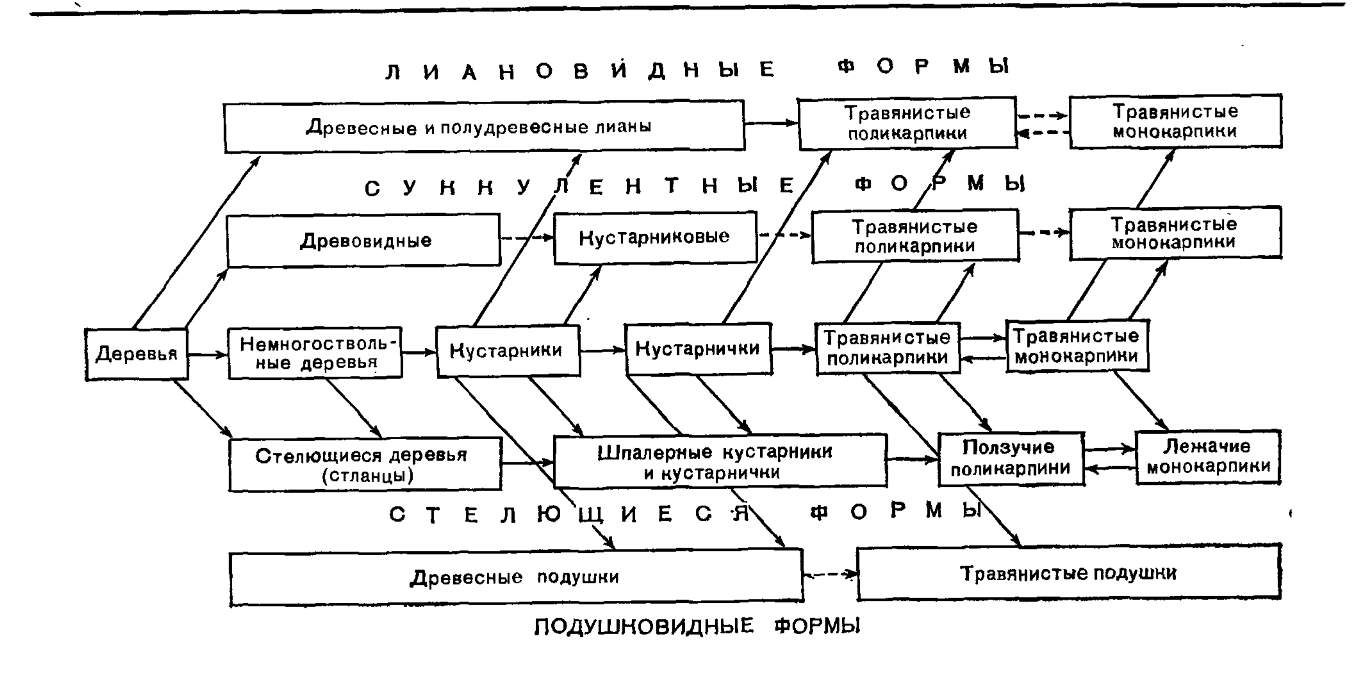
В качестве примера приводим одну из схем классификации деревьев (стр. 97). В ней использованы разнообразные габитуальные признаки, четко отражающие связь жизненных форм с условиями обитания (определения «лесные», «саванновые», «субарктические» и т. п. пришлось ввести в название групп).

Для саванновых деревьев, например, очень характерна плоская зонтиковидная крона, как у австралийских и африканских акаций.

Иногда такая форма встречается и не в саваннах, но обязательно в климате с засушливым летом (средиземноморские пинии). Наиболее велико разнообразие деревьев именно в тропических странах. Только там встречаются розеточные, суккулентные, лиановидные, полуэпифитные деревья и деревья с разнообразными метаморфизированными корнями (табл. 18).

В ходе истории растительного мира жизненные формы эволюционировали, разумеется, не сами по себе, а как неотъемлемый комплекс признаков той или иной эволюционирующей систематической группы. На заре возникновения наземной растительности первенцы ее, вышедшие из моря на сушу, во многих отношениях сохраняли сходство со своими предками — водорослями. Это были некрупные растения, близкие к травянистым не только по размерам, но и по совокупности своих морфологических и анатомических черт. В дальнейшем развились и крупные древовидные формы, в том числе своеобразные древовидные папоротники с розеткой больших перистых листьев на верхушке «ствола», и древовидные лепидодендроны и сигиллярии, достигавшие 30—45 *м* высоты, и столь же крупные древовидные каламиты — предки хвощей. Наряду с этими формами, вероятно, с давних пор существовали и травянистые папоротниковидные. Например, травянистые папоротники, плауны и хвощи дожили до наших дней, тогда как значительная часть древовидных форм вымерла. Что касается мхов, то они в течение своей длительной истории остались «карликовыми травами». Голосеменные, наоборот, представляют преимущественно древесную группу, во всяком случае, среди ныне живущих голосеменных настоящих «классических» трав нет. Саговники — толстоствольные розеточные деревья разного размера, но среди них есть и совсем маленькие растения. Например, замия (Zamia pygmaea), живущая на Кубе, высотой всего 2—3 *см* — ее так же трудно отнести к деревьям, как и к травам. Хвойные, широко распространенные на Земле, имеют облик крупных деревьев, реже кустарников (обыкновенный можжевельник) и стланцев (в горах Восточной Сибири кедровый стланик, табл. 14). Совершенно своеобразна среди голосеменных и не по-

- Тип Деревья
  - 1-й класс. Кронообразующие с полностью одревесневшими удлиненными побегами
    - 1-й подкласс. Наземные
      - Группа А. С подземными корнями
        - Подгруппа а. Прямостоячие
          - Секция 1. Одноствольные (лесного типа)
            - Вечнозеленые
            - Листопадные
          - Секция 2. Кустовидные (субарктического и субальпийского типа)
          - Секция 3. Одноствольные (лесостепного и саваннового типа)
          - Секция 4. Саванновые (с водозапасающим стволом)
          - Секция 5. Сезонно-суккулентные (пустынно-внетропического типа)
        - Подгруппа б. Стланцы
        - Подгруппа в. Лиановидные
      - Группа Б. С подземными и надземными корнями
        - Подгруппа а. С ходульными корнями
        - Подгруппа б. С дыхательными корнями
        - Подгруппа в. С досковидными корнями
    - 2-й подкласс. Гемиэпифитные
      - Группа А. Вегетативно-неподвижные
      - Группа Б. Вегетативно-подвижные
  - 2-й класс. Розеточные
    - 1-й подкласс. Неветвящиеся
    - 2-й подкласс. Ветвящиеся
      - Группа А. Несуккулентные
      - Группа Б. Суккулентнолистные
  - 3-й класс. Суккулентностеблевые безлистные



хожа по жизненной форме ни на какие другие растения вельвичия удивительная (табл. 17), растущая в пустыне Намиб и на юго-западном побережье Африки. Ствол этого «дерева-карлика» похож на обрубок или пень, очень низкий и толстый (до 50 *см* в высоту и до 1,2 *м* в диаметре). Он суживается книзу, а наверху несет два длинных кожистых листа, сохраняющихся в течение всей жизни растения и растущих у основания вставочно. Это собственно самые первые листья растения — семядольные, так что все растение как бы «взрослый проросток».

Цветковые наиболее разнообразны по жизненным формам. Широко признано, что в ходе эволюции они прошли путь от сравнительно невысоких толстоствольных маловетвящихся розеточных деревцев (такие сейчас встречаются главным образом в тропических лесах, например пальмы, дынное дерево Carica papaya) к крупным, «настоящим» деревьям с хорошо развитым стволом и мелковетвистой кроной, а от деревьев — к кустарникам, кустарничкам и разнообразным травам. Направление «от деревьев к травам» называют «редукционной эволюцией» или «соматической редукцией» и связывают с расселением цветковых из области их возникновения и первоначального развития (предположительно, в горах тропиков и субтропиков) в области и зоны с менее благоприятными, иногда очень суровыми условиями обитания. Травянистые растения лучше приспособлены для освоения новых экологических ниш и проникают буквально «в каждую щель».

Однако это не значит, что каждое конкретное семейство или род обязательно прошли в ходе своей эволюции весь путь «соматической редукции». Некоторые семейства, видимо, с самого начала были травянистыми, и в некоторых случаях от травянистых предков возникли более специализированные древесные формы (бамбуки в семействе злаков). В крайних условиях эволюция приводила то к стланикам, то к подушкам, то к луковичным геофитам, то к однолетним эфемерам. Эфемеры считаются эволюционно наиболее молодой группой жизненных форм, свойственной области древнего Средиземья, которая стала сушей при высыхании древнего Средиземного моря — Тетис.

Разные линии эволюции жизненных форм, параллельные и независимые в разных группах цветковых и «перекрещивающиеся», показаны на схеме (стр. 97). Это обобщенная схема, демонстрирующая многообразие возможных путей преобразования жизненных форм, но отнюдь не исчерпывающая их. Здесь не показаны, например, своеобразные линии эволюции, приведшие к возникновению среди цветковых растений жизненных форм с особыми способами питания (табл. 16): паразитных (петров крест), сапрофитных (некоторые орхидеи), насекомоядных (росянка, непентес и др.). Отдельные фрагменты этой схемы можно иллюстрировать примерами представителей из разных семейств. Так, почти весь редукционный ряд суккулентов — от древовидных (табл. 19) до травянистых — можно найти в семействе кактусовых. Ряд многолетних стелющихся форм, берущих начало, видимо, от прямостоячих деревьев, можно проследить среди берез и ив (вплоть до почти травянистой тундровой ивы Salix herbacea). В семействе тыквенных крупные тропические древесные лианы трансформировались в травянистые лианы с ежегодно отмирающим надземным стеблем (бриония), а от таких форм, вероятно, возникли стелющиеся травы, многолетние и однолетние, например огурец, арбуз, тыква. В семействе вересковых представлены ряды от кустарников к кустарничкам, прямостоячим, стелющимся и даже подушковидным, однако до травянистых форм в этом семействе дело не доходит. «Эстафету» принимает близкое к вересковым семейство грушанковых, где некоторые представители близки к кустарничкам (зимолюбка); другие можно считать настоящими корневищными многолетними травами (грушанка); наконец, одноцветка (Moneses uniflora) — это «вегетативный однолетник», ежегодно сменяющий не только надземные, но и подземные органы.

В заключение следует сказать, что изучение жизненных форм, их признаков, приспособлений к переживанию неблагоприятного периода, возрастных изменений, вегетативного возобновления и размножения и т. д. имеет не только чисто теоретический интерес, но и важное прикладное значение. Именно от этих особенностей зависит сохранение и возобновление дикорастущих растений, в том числе используемых человеком, например лекарственных, а также успех интродукции, т. е. переселения растений в новые для них районы.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

Выдающийся советский ученый В. И. Вернадский разработал представление о биосфере — наружной оболочке Земли, свойства которой определяются жизнедеятельностью организмов.

В. И. Вернадский понимал биосферу широко, включая в нее не только часть земного шара, заселенную организмами в настоящее время, но и земную кору, созданную организмами в прошлые геологические эпохи, например мощные толщи известняков и т. п.

Большинство ученых не разделяют такое широкое понимание биосферы.

Под биосферой обычно понимают сферу современной жизни, т. е. часть наружной оболочки Земли, населенную в настоящее время организмами.

Биосфера состоит из биогеоценозов, образованных организмами совместно со свойственной им косной (неживой) средой (рис. 63).

По теории В. Н. Сукачева — создателя биогеоценологии (науки о биогеоценозах), биогеоценозы состоят из двух основных компонентов — биоценоза (сообщества организмов) и экотопа (косной среды). В состав биоценоза входят растения, образующие растительное сообщество (фитоценоз), животные и микроорганизмы. Среда, в которой обитают организмы (экотоп), определяется условиями климата, гидрологией, почвообразующей породой, почвой. Между организмами и их средой в биогеоценозах существуют сложные взаимосвязи (рис. 64). Биогеоценозы иногда называют экосистемами.

Так как микроорганизмы представлены либо микроскопическими растениями (бактерии, актиномицеты, водоросли, грибы), либо микроскопическими животными (простейшие и др.), то можно говорить, что в состав биоценозов входят и растения и животные. Еще более существенно разделение организмов, входящих в состав биоценозов, на автотрофов и гетеротрофов.

Автотрофы в основном представлены фототрофами — зелеными растениями, способными создавать органическое вещество, используя энергию солнечных лучей. К автотрофам также относятся и хемотрофы — бактерии, получающие энергию в результате окисления некоторых химических соединений, например нитрифицирующие бактерии, окисляющие аммоний в нитриты, а затем в нитраты. Роль хемотрофов в энергетике биогеоценозов невелика. Энергетическую базу для жизнедеятельности биогеоценозов, включая процесс почвообразования, создают зеленые растения. Они продуцируют основную массу органического вещества (первичную продукцию), и потому их называют продуцентами.

Гетеротрофы не способны создавать органическое вещество, используя энергию солнечных лучей или химических соединений. Они могут существовать лишь при обеспечении их энергией органического вещества, созданного другими организмами.

К гетеротрофам относятся все животные и все бесхлорофильные растения, включая цветковые паразиты и сапрофиты, грибы, акти-

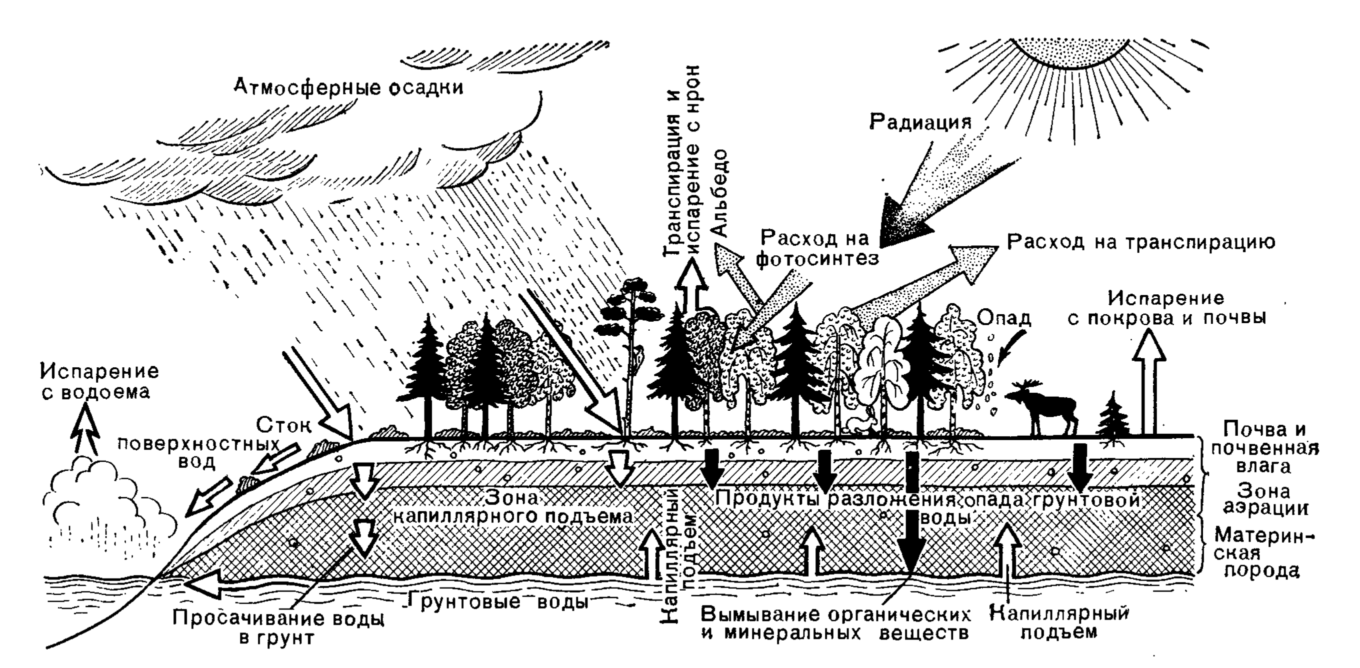


Рис. 63. Схема взаимодействия компонентов биоценоза.

номицеты, бактерии (за исключением хемотрофных и немногих фототрофных). Гетеротрофы также продуцируют органическое вещество (вторичную продукцию), но в значительно меньших количествах, чем автотрофы-фототрофы.

Биоценозы можно рассматривать как закономерные системы взаимозависимых двух групп организмов — автотрофов и гетеротрофов. Гетеротрофы не могут существовать без автотрофов, поскольку получают от них энергию. Однако и автотрофы не могут существовать в отсутствие гетеротрофов, точнее, в отсутствие сапротрофов — организмов, использующих энергию отмерших органов растений, а также энергию, содержащуюся в экскрементах и трупах животных. В результате жизнедеятельности сапротрофов происходит минерализация так называемого мертвого органического вещества. Минерализация в основном происходит в результате деятельности бактерий, грибов и актиномицетов. Однако роль животных в этом процессе также очень велика. Размельчая растительные остатки, поедая их и выделяя как экскременты, а также создавая в почве более благоприятные условия для деятельности сапротрофных микроорганизмов, они ускоряют процесс минерализации отмерших органов растений. Без этого процесса, ведущего к поступлению в почву доступных форм минерального питания, растения-автотрофы быстро использовали бы наличные запасы доступных форм макро- и микроэлементов и не смогли бы жить; биогеоценозы превратились бы в кладбища, переполненные трупами растений и животных.

Формирование биогеоценозов происходило в течение длительного времени, в период которого подбирались виды организмов, способные существовать совместно друг с другом в данных условиях среды. Это обстоятельство необходимо учитывать для понимания сложных взаимоотношений, существующих в биогеоценозах между отдельными видами организмов, автотрофами и гетеротрофами, организмами и средой.

Знакомясь с любым растительным сообществом (например, в лесу, на лугу, в степи, в поле, занятом посевом), нельзя забывать, что луг, лес, болото, степь (рис. 66 — 69), поле — это биогеоценозы, составной частью которых являются существующие растительные сообщества (лесные, луговые, степные, посевы). Поскольку растительное сообщество всегда входит как компонент в биоценоз и биогеоценоз, то, естественно, его свойства существенно зависят от зоокомпонентов и косной среды биогеоценоза.

В состав растительных сообществ входят не только сосудистые растения, мхи и лишайники, но и грибы, бактерии, актиномицеты, микроскопические водоросли. Поэтому определение полного флористического состава растительных сообществ представляет большие трудности и возможно лишь при использовании специальных методов исследования. Однако многие очень существенные признаки растительных сообществ (например, внешний вид, структура, продуктивность) определяются составом сосудистых растений. Поэтому состав

этой группы растений можно считать важнейшим признаком растительных сообществ.

Большинство растительных сообществ характеризуется достаточно богатым флористическим составом группы сосудистых растений. Например, в хвойных лесах (еловых, сосновых, лиственничных) нашей страны обычно совместно произрастает до 30 и более видов; в дубовых лесах — до 40—50; на лугах — 30—50; в луговых степях — до 100 и более видов; в типичных дерновинно-злаковых степях — 50—70 видов и т. д.

Наибольшего богатства флористический состав растительных сообществ достигает в тропических лесах, где совместно произрастает до 100 видов деревьев, не считая видов травянистых растений. Лишь в особых условиях, исключающих возможность произрастания большей части видов растений (например, при сильном засолении), формируются растительные сообщества из немногих видов, в редких случаях из одного вида сосудистых растений. Иногда одновидовые растительные сообщества представляют сравнительно непродолжительную возрастную стадию развития какого-либо биогеоценоза. Примером могут быть так называемые мертвопокровные леса, где из-за недостатка света под пологом деревьев (от сомкнутости их крон) другие растения произрастать не могут.

Не меньшее значение для характеристики растительных сообществ имеет то, что они образованы не только многими видами, но и видами, различными по своим экологическим и биологическим свойствам и по значимости в определении особенностей растительного сообщества.

Выдающийся советский геоботаник Л. Г. Раменский обосновал положение об экологической индивидуальности видов растений. Нет двух видов, одинаково относящихся к условиям произрастания (к обеспечению светом, водой, элементами минерального питания и т. п.), имеющих одинаковые кривые распределения при изменении условий произрастания в пространстве или во времени. Это видно из графика, составленного Л. Г. Раменским, демонстрирующего изменения проективного покрытия отдельных видов луговых растений в зависимости от условий произрастания (цвет. табл. 20), а также на рисунке 65, где показано распространение видов растений в зависимости от увлажнения и богатства почвы.

Отдельные виды растений своеобразны не только экологически (по их отношению к условиям произрастания), но и биологически (по приспособлениям, обеспечивающим им возможность существования и размножения в определенных условиях среды).

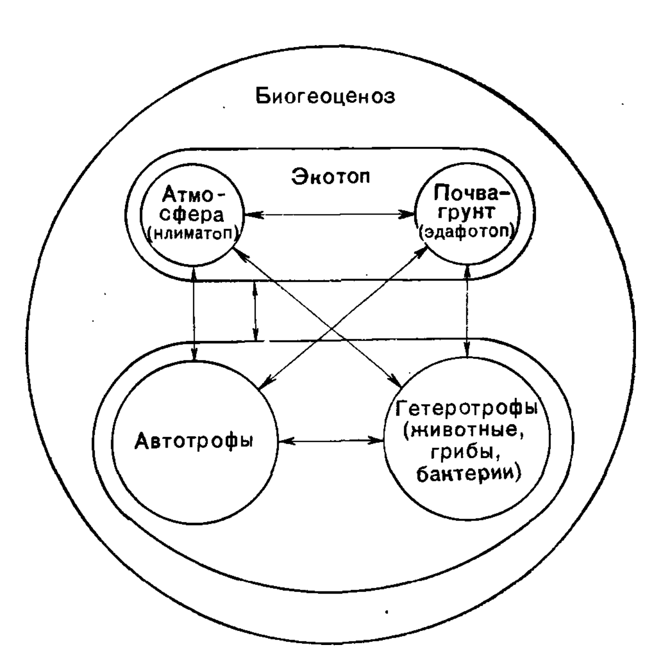


Рис. 64. Схема взаимного влияния лесного фитоценоза и условий среды.

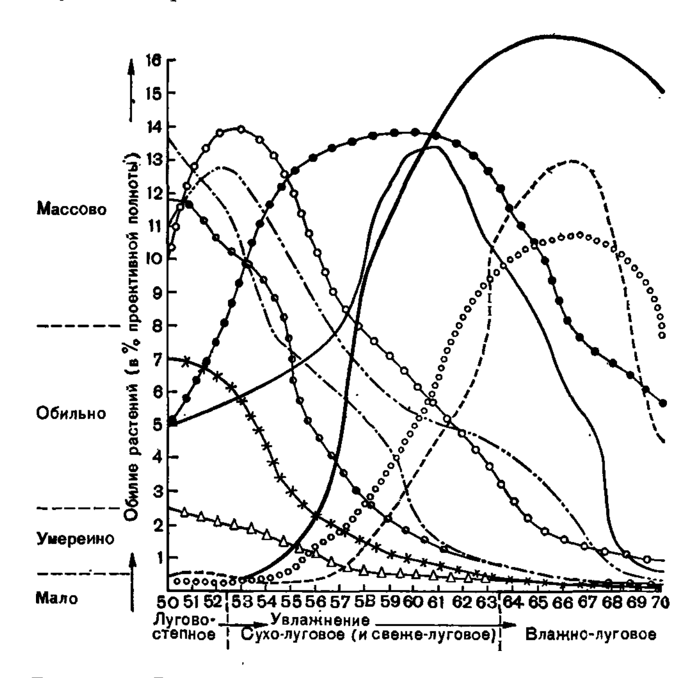


Рис. 65. Распределение отдельных видов растений (каждому виду соответствует определенная кривая) в зависимости от увлажнения.

Растительные сообщества образованы многими видами, а это означает, что в состав сообщества входят виды, различные по своим экологическим и биологическим свойствам. Такие различия нередко настолько значительны, что виды, входящие в состав одного и того же сообщества, представлены различными жиз-



Рис. 66. Вейниковый луг.

Рис. 67. Сосновый лес.



Рис. 68. Кочкарное болото.

Рис. 69. Ковыльная степь.

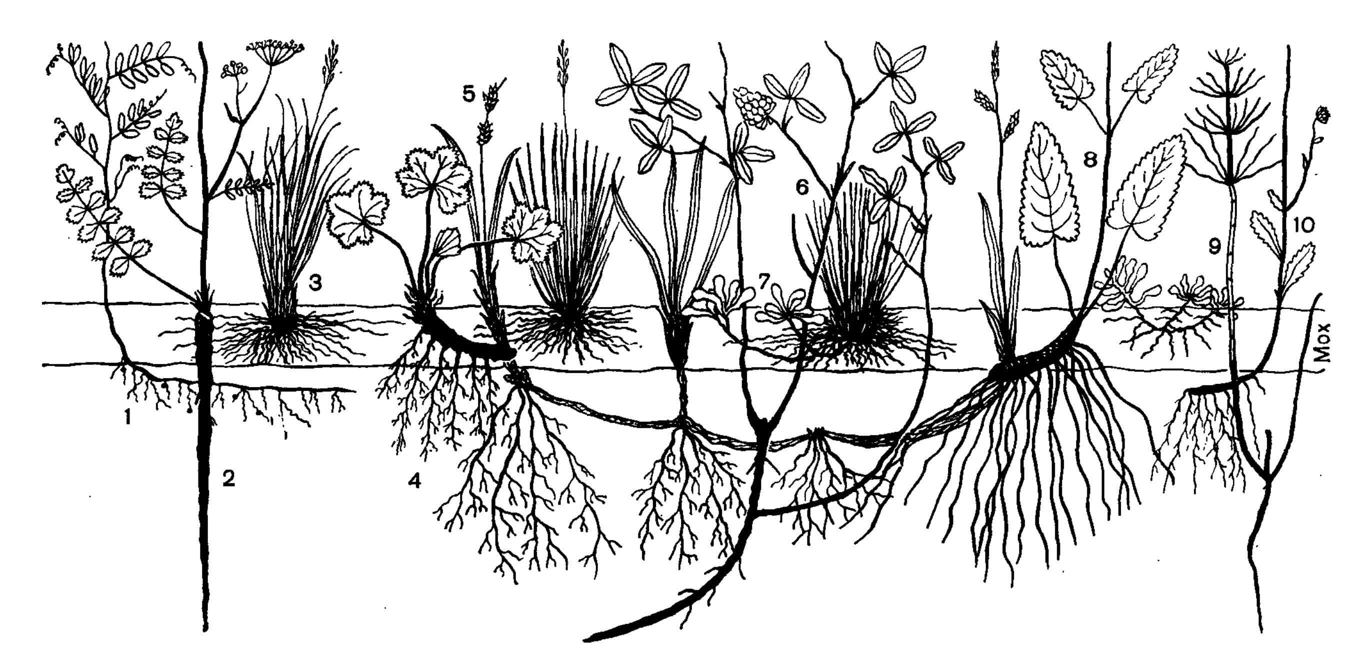


Рис. 70. Вертикальный разрез через надземную и подземную части биогеоценоза суходольного луга.

1 — мышиный горошек; *2* — бедренец-камнеломка; *3* — овечья овсяница; *4* — манжетка; *5* — просяная осока; *6* — средний клевер; *7* — кошачья лапка; *8* — лекарственная буквица; *9* — хвощ; *10* — нивяник.

ненными формами (деревьями, кустарниками, травами и пр.), а помимо того, относятся к различным типам по длительности жизни, по способам размножения и т. д.

Примером могут быть растительные сообщества еловых лесов, в состав которых входят деревья (ель), кустарники (крушина ломкая, жимолость лесная), кустарнички (брусника, черника), травы (кислица обыкновенная, майник, седмичник и др.), гипновые мхи. Среди трав преобладают многолетники, размножающиеся вегетативным путем, но встречаются и однолетники, размножающиеся исключительно семенами (например, полупаразитное растение марьяник луговой).

Кустарнички представлены как вечнозеленой брусникой, так и ежегодно теряющей осенью листья черникой.

В состав растительных сообществ широколиственных лесов, в частности в дубравах, входят деревья (дуб, клен, липа), кустарники (лещина), многие виды трав. Среди трав выделяются две группы видов, отличающиеся по приуроченности периода вегетации либо к весне, либо к лету. К первой группе относятся весенние эфемероиды (хохлатки, ветреница лютиковая, пролеска) — растения, начинающие вегетацию рано весной. Они используют благоприятные условия освещения до начала развертывания листьев на деревьях и успевают за короткий срок образовать соцветия, дать плоды и накопить достаточное количество энергетического материала в органах запаса.

Группа трав летней вегетации представлена в дубравах как растениями, размножающимися исключительно или преимущественно вегетативным путем (сныть обыкновенная, осока волосистая), так и травами, размножающимися исключительно семенами (ежа сборная, бор развесистый).

Приведенные выше примеры характеризуют также различия видов, входящих в состав растительных сообществ, по высоте их надземных органов (деревья, кустарники, травы, мхи). Такие же различия наблюдаются и по глубине проникновения корней отдельных видов, о чем можно судить по данным таблицы, полученным при изучении трех типов лугов, а также по рисункам 70 и 71.

Соотношение (в %) видов трав с различной глубиной укоренения на материковых лугах Карельской АССР

Укоренение растений	Луг с преобладанием		
	кошачьей лапки	белоуса	манжетки
Очень мелкое (2—6 *см*)	19	26	28
Мелкое (7—12 *см*)	17	34	32
Умеренно глубокое (13—30 *см*)	22	24	30
Глубокое (31—100 *см*)	42	16	10

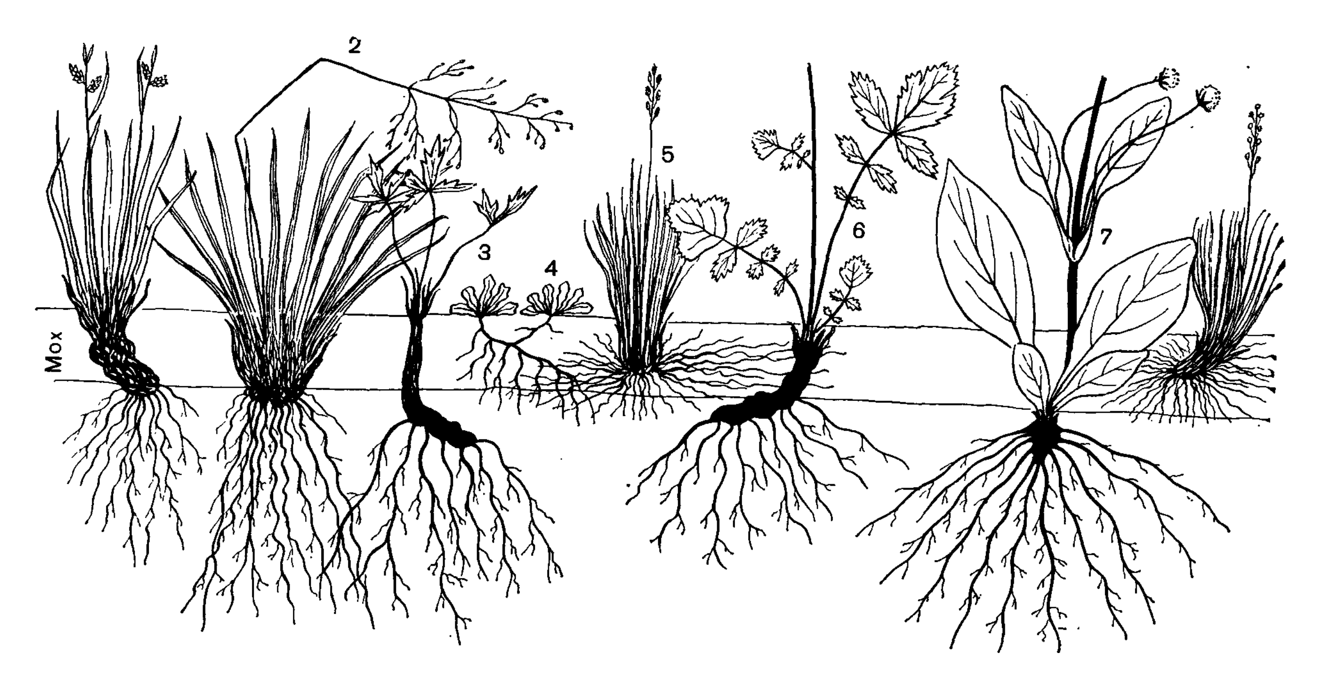


Рис. 71. Вертикальный разрез через надземную и подземную части биогеоценоза суходольного луга.

1 — осока бледная; 2 — щучка дернистая; 3 — лютик едкий; 4 — кошачья лапка; 5 — овсяница овечья; 6 — гравилат речной; 7 — сивец луговой.

В составе многовидового растительного сообщества всегда можно обнаружить виды, относящиеся к различным экологическим и биологическим типам растений. Следовательно, к числу существенных признаков растительных сообществ можно отнести разнообразие экобиоморфного состава их компонентов.

Разнообразие состава растительных сообществ объясняется еще тем, что, как правило, каждый вид представлен в них большим числом особей, отличающихся по возрасту и жизненному состоянию. Совокупность особей любого вида в пределах конкретного растительного сообщества образует ценотическую популяцию, или ценопопуляцию. В состав ценопопуляций видов цветковых растений могут входить жизнеспособные семена, находящиеся в почве или на ее поверхности, всходы, ювенилы (молодые растения, отличающиеся от взрослых размерами и формой листьев), переходные от ювенильных к взрослым (имматурные) и взрослые растения. В состав популяций некоторых трав входят также особи, находящиеся в состоянии вторичного покоя (корневища, луковицы, клубни, неразвившиеся надземные побеги).

Ценопопуляции отдельных видов в одном и том же растительном сообществе могут сильно отличаться друг от друга как по числу особей на единицу площади, так и по соотношению особей различных возрастных групп (возрастному спектру). Сложный состав популяции сообщества является приспособлением, обеспечивающим большую устойчивость видов в растительных сообществах.

Важное значение имеет свойство семян многих видов растений долго сохранять всхожесть при погребении их в почве. С этим связано большое накопление жизнеспособных семян в почвах лугов, лесов, степей. Число их колеблется в почвах лугов от нескольких тысяч до нескольких десятков тысяч на 1 $м^2$; в почвах лесов — от нескольких сотен до нескольких тысяч на 1 $м^2$; в почвах луговой степи под Курском обнаружено 18 000 семян на 1 $м^2$, а в почвах пустынь Средней Азии — от нескольких десятков до нескольких сотен. Благодаря запасу жизнеспособных семян в почве даже при отсутствии обсеменения растений этих видов может происходить их семенное возобновление. Участие в составе ценопопуляций молодых особей (всходов, ювенилов и имматуров) означает, что в благоприятных условиях они могут превратиться во взрослые растения, что обеспечивает устойчивое положение вида в сообществе.

Большое значение также имеют различия в жизненном состоянии растений в пределах группы взрослых особей. Это особенно заметно в лесах, при изучении которых лесоводы давно используют классификацию Крафта. По этой классификации деревья в лесу разделяются в соответствии с их жизненным состоянием на пять классов. Наиболее мощноразвитые

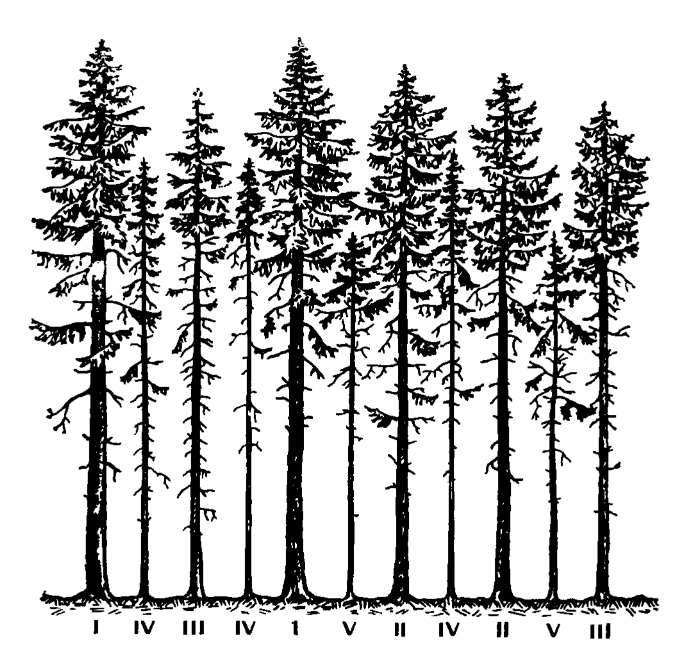


Рис. 72. Распределение деревьев в сообществе по классам Крафта.

деревья относятся к первому классу, а сильноугнетенные деревья, кроны которых целиком размещаются под пологом более высоких деревьев,— к пятому классу (рис. 72). Деревья, занимающие по жизненному состоянию промежуточное положение, соответственно относятся ко второму, третьему и четвертому классам. Такую же дифференциацию взрослых особей по их жизненному состоянию можно наблюдать и у многолетних травянистых растений в травяных растительных сообществах: одни особи цветут и плодоносят; другие не образуют генеративных побегов, но их вегетативные органы развиты нормально; третьи явно угнетены.



Рис. 73. Луговое растительное сообщество — луг с преобладанием кровохлебки.

К очень существенным признакам многовидовых растительных сообществ относится дифференциация видов, входящих в состав растительных сообществ, по их значимости в определении свойств сообществ. В любом растительном сообществе можно различать преобладающие виды, образующие основную массу надземных органов,— доминанты — и виды, принимающие относительно небольшое участие в сложении сообщества.

В растительных сообществах, состоящих из видов, относящихся к различным жизненным формам, образующим достаточно сомкнутые покровы (ярусы), можно различать несколько преобладающих растений — доминантов. Например, в еловом лесу с выраженным ярусом из черники и гипновых мхов можно различить три доминанта: ель — в древесном ярусе, чернику — в кустарничковом ярусе, гипновый мох — в моховом ярусе. В некоторых растительных сообществах (например, в тропических лесах) очень трудно выделить один-два доминанта, поскольку в их составе имеется несколько или даже много видов, принимающих примерно одинаковое участие в сложении сообщества. Это же наблюдается в некоторых травяных, в частности луговых, растительных сообществах (рис. 73).

В растительных сообществах создается особая среда — особый климат (ф и т о к л и м а т), особые почвенные условия. Доминанты, обладающие большой средообразующей способностью, получили название э д и ф и к а т о р о в — строителей сообществ. Примером эдификаторов может быть ель в сообществах незаболоченных еловых лесов. Образуя сомкнутый ярус, ель создает особый фитоклимат: резкое снижение освещенности, особый температурный режим, повышенную влажность воздуха и т. д. В связи с большим количеством опада (хвои, веток, коры, шишек), из которого формируется лесная подстилка, ель оказывает большое влияние на почву. Однако в сообществах заболоченных лесов, где сомкнутый ярус из ели отсутствует, а сфагновые мхи образуют сплошной мощный моховой покров, основное средообразующее воздействие оказывает не ель, а сфагновые мхи, и потому они, а не ель являются эдификатором таких сообществ.

В результате особых условий произрастания, создающихся в растительных сообществах, ра-

стения, входящие в их состав, отличаются от одновозрастных особей тех же видов, выросших вне сообществ. Это было давно установлено при изучении деревьев — ели, сосны, дуба и др. Деревья, выросшие вне леса, т. е. без воздействия на них других деревьев, обычно имеют более толстый ствол с хорошо развитой почти от основания кроной. Деревья, выросшие в лесу, характеризуются большей высотой; их ствол более постепенно, чем вне леса, сужается кверху; крона менее развита и приурочена к самой верхней части ствола (рис. 74). Изменения в форме роста наблюдаются и у травянистых растений (рис. 75).



Рис. 74. Влияние условий произрастания на форму дерева: слева — вне леса; справа — в лесу.

Произрастание в условиях сомкнутых растительных сообществ оказывает большое влияние не только на форму роста растений, но и на способность размножаться семенами и вегетативным путем. Растения, возникшие из семян, в условиях сообществ развиваются медленнее, чем вне сообществ, достигая способности цвести и плодоносить через более продолжительный срок. Например, многие луговые растения в питомниках (на грядках) зацветают на второй год жизни или даже в первый год жизни, если семена высеваются с осени. А в луговых сообществах большинство особей этих видов зацветает не ранее, как в возрасте 3—5 лет, а многие из них — лишь в возрасте около 10 и более лет. То же наблюдается и у древесных растений, образующих лесные сообщества. Деревья (ель, дуб, сосна) начинают плодоносить в лесах позже и затем плодоносят реже и менее обильно, чем деревья тех же видов вне леса.

Как правило, растения в растительных сообществах в какой-либо степени угнетены по сравнению с одновозрастными особями тех же видов, выросшими в тех же условиях почв и климата вне сообществ.

Однако существуют некоторые виды, которые не могут произрастать вне определенных растительных сообществ. К ним относится, например, бесхлорофильное растение-сапрофит подъельник, распространенный в тенистых лесах, где он использует с помощью грибного симбионта в качестве источника энергии лесную подстилку и корни деревьев.

Многие виды растений приурочены лишь к определенным растительным сообществам, будучи хорошо приспособлены к свойственной этим сообществам фитосреде. Примером может быть кислица обыкновенная, успешно произрастающая в темнохвойных лесах в условиях значительного затенения и обычно быстро исчезающая при уничтожении леса. Однако в опытах выращивания кислицы из семян вне природных сообществ она росла при полном солнечном освещении лучше, чем при затенении в условиях леса.

Для уяснения причин угнетения растений при произрастании их в растительных сообществах необходимо рассмотреть сложные взаимоотношения, возникающие между растениями при их совместном произрастании.

Из всех форм взаимодействия между растениями в растительных сообществах наибольшее значение имеет изменение среды под влиянием жизнедеятельности самих растений. Эти изменения происходят в результате того, что каждое растение в процессе своей жизнедеятельности либо использует солнечную энергию, воду, элементы минерального питания и пр., в связи с чем обеспеченность соседних растений соответствующими условиями



Рис. 75. Влияние условий произрастания на клевер розовый; слева — на открытом месте; справа — в луговом травостое.

снижается; либо выделяет в окружающую среду продукты обмена веществ. Помимо того, большое значение в изменении среды имеет, во-первых, поступление отмерших органов растений в почву и на ее поверхность; во-вторых, создание особого фитоклимата в результате образования надземными органами растений более или менее сомкнутого покрова.

Потребление растениями необходимых для их жизни энергии и веществ создает в растительных сообществах условия, при которых не хватает наличных ресурсов для удовлетворения потребностей в них всех растений, входящих в состав сообщества. Возникает состояние, получившее название конкуренции за свет, воду, минеральное питание и т. д. Растения, обладающие какими-либо приспособлениями, позволяющими им более полно использовать необходимые для их жизни ресурсы или какой-либо из них (например, свет), имеют преимущества перед растениями, не обладающими этими приспособлениями. Первые растения более конкурентоспособны, чем другие. Конкурентная способность растений может изменяться от одного растительного сообщества к другому, в зависимости от условий произрастания. Она также зависит от воздействия на растения других компонентов сообществ (паразитных растений, животных-фитофагов и т. д.). Поражение паразитными грибами и бактериями, повреждение животными, ослабляя растения, снижают их конкурентную способность и косвенно повышают конкурентную способность их неослабленных соседей.

Каждое растение в процессе своей жизни выделяет в окружающую среду (в атмосферу, в почву) продукты своей жизнедеятельности, в том числе различные органические соединения. Продукты обмена веществ выделяют все органы растений, в особенности корни. Содержащиеся в выделениях вещества, в том числе и высокомолекулярные, могут поглощаться соседними растениями.

В многочисленных опытах, проведенных в лабораторных условиях, в чашках Петри, в вазонах, на искусственных средах (фильтровальная бумага, дистиллированная вода, песок), было установлено, что в этих условиях прижизненные выделения одних растений могут оказывать значительное влияние на другие растения. Однако результаты таких опытов нельзя переносить на условия, имеющиеся в природных растительных сообществах.

В настоящее время нет достоверных фактов о непосредственном токсическом влиянии корневых выделений одних растений на другие растения в природных сообществах. Для объяснения этого явления следует иметь в виду, что состав корневых выделений и их количество, по-видимому, специфичны для каждого вида, а в пределах вида — для особей различного возраста. Этот состав зависит и от условий произрастания. В частности, при отклонении условий жизни от оптимальных выделение активных веществ может возрастать. Кроме того, неоднократно высказывалось положение о токсичности продуктов метаболизма растений для особей того же вида, и в связи с этим весьма вероятно, что корневые выделения растений содержат вещества токсичные для особей того же вида и других. А так как почва, в отличие от водной и воздушной среды, характеризуется неподвижностью, то сухопутные растения могли существовать лишь при условии детоксикации их корневых выделений, а она в основном осуществляется микроорганизмами.

В процессе естественного отбора формировались связи наземных растений с микроорганизмами, массово обитающими в непосредственной близости к корням — в ризосфере, способными к детоксикации корневых выделений. В растительных сообществах корни особей отдельных видов обычно входят в контакт с корнями особей других видов. Поэтому естественно, что формирование видового состава сообществ происходило на основе подбора видов, способных произрастать совместно, включая подбор видов, в ризосферах которых имеются микроорганизмы, способные к детоксикации метаболитов не только данного вида, но и других видов, произрастающих вместе с ним. Этим можно объяснить отсутствие или крайнюю скудость данных о токсическом влиянии корневых выделений одних растений на другие в природных условиях.

Корневые выделения отдельных видов растений, оказывая специфическое воздействие на микроорганизмы, в том числе на азотобактер, денитрификаторы и прочие, косвенно влияют на взаимоотношения между видами в сообществах, определяя их конкурентную способность.

Среди прижизненных выделений растений особое место занимают органические вещества, вымываемые из надземных органов растений. В ряде случаев эти вещества оказывают токсическое влияние на соседние растения. Например, вещества, вымываемые из листьев горькой полыни, отрицательно влияют на произрастающие совместно с ней растения (фенхель, любисток, перечную мяту и др.). Но это бывает не всегда. Кроме того, во многих случаях токсическое влияние веществ, вымываемых из листьев, наблюдается лишь для видов, которые совместно в природных условиях не произрастают.

Большое значение в определении взаимоотношений между видами растений может иметь

о п а д (отмершие части растений, поступающие в почву и на ее поверхность). В сообществах, не использующихся или лишь эпизодически использующихся человеком (например, в лесах), опад может скапливаться в больших количествах, образуя п о д с т и л к у. В результате жизнедеятельности сапротрофных организмов (животных, грибов, бактерий, актиномицетов) происходит минерализация отмерших остатков растений; при этом продукты жизнедеятельности некоторых сапротрофных грибов могут оказывать токсическое влияние на сосудистые растения.

Особую форму взаимоотношений между растениями в сообществах представляют п а р а з и т и з м, с и м б и о з. Органы паразитов проникают внутрь тканей хозяина, в его межклетники и даже в клетки. Иногда тело паразита целиком располагается в теле хозяина. Аналогичное взаиморасположение бывает и при симбиозе. Тесный контакт паразита с хозяином или двух симбионтов создает возможность прижизненного обмена веществ между ними. Паразитирование одного растения на другом широко распространено в растительных сообществах. Среди паразитных растений различают настоящие (полные) паразиты и полупаразиты. Первые получают от автотрофов и энергию и вещества (включая воду и элементы минерального питания). Вторые имеют зеленые листья, способные к фотосинтезу, и от растений-хозяев получают лишь воду и минеральные вещества, а иногда и энергетический материал. Между настоящими паразитами и полупаразитами имеются переходные формы.

Наиболее широко распространены паразитные грибы и бактерии. Вероятно, нет ни одного растительного сообщества, в котором бы они отсутствовали. Они поселяются на надземных и подземных органах древесных и травянистых растений.

В состав некоторых растительных сообществ входят и цветковые паразиты. Известно около 2000 видов цветковых полупаразитов, относящихся к 8 семействам и 83 родам, и свыше 500 видов настоящих паразитов из 9 семейств и 52 родов. Особенно много видов полных паразитов в семействах раффлезиевых, баланофоровых, заразиховых и повиликовых. Полные цветковые паразиты наиболее широко распространены в тропических странах. В СССР паразитных цветковых растений относительно немного, наиболее часто из них встречаются повилики и заразихи, паразитирующие главным образом на травах, реже на кустарниках (некоторые повилики).

Основную часть полупаразитных растений составляют представители семейств ремнецветных (около 1000 видов), норичниковых (около 500 видов) и санталовых (около 400 видов). В СССР наиболее широко распространены полупаразиты из семейства норичниковых, как однолетние (погремки, очанки, марьяники и др.), так и многолетние (большинство видов мытников, кастиллеи). На деревьях в юго-западных и южных районах нередко поселяется вечнозеленый полупаразит — омела.



Рис. 76. Подберезовики в березовом лесу.

В одном и том же сообществе могут быть виды и особи, и пораженные паразитами, и вовсе ими не пораженные. Соответственно и конкурентная способность одних видов или особей возрастает, а других снижается.

В растительных сообществах широко распространены симбиотические (взаимно полезные) взаимоотношения между растениями. В зависимости от того, какой организм вступает в симбиотические отношения с сосудистыми растениями, различают микотрофию (симбиоз с грибом), бактериотрофию (симбиоз с бактериями или актиномицетами), альготрофию (симбиоз с водорослью).

При микротрофии гриб поселяется на корнях растений (снаружи корня или внутри его клеток); в отличие от грибных паразитов, микоризные грибы оказывают на сосудистые растения положительное влияние, выраженное более или менее заметно. Особенно благоприятно микоризные грибы, представленные шляпочными (подберезовик, подосиновик, белый гриб, масленок и др.), влияют на деревья (сосну, ель, дуб, бук и т. д.). Деревья, находящиеся в симбиотических отношениях с грибом, растут значительно лучше (рис. 76).

Менее широко в растительных сообществах распространена бактериотрофия. Она наиболее хорошо изучена у бобовых, на корнях которых бактерии, фиксирующие атмосферный азот, образуют клубеньки. Благодаря симбиозу с клубеньковыми бактериями бобовые обеспечены необходимым для них азотом. При отмирании клубеньков и корней бобовых содержащийся в них азот после минерализации отмерших органов становится доступным для растений, произрастающих совместно с ними. Аналогичные клубеньки в результате симбиоза с актиномицетами, способными фиксировать атмосферный азот, образуются на корнях ольхи, лоха, облепихи и др. Фиксация азота, особенно в ольховых лесах, происходит в значительных количествах, что создает условия для произрастания видов, особенно требовательных к обеспеченности азотом, например двудомной крапивы.

Симбиоз азотфиксирующих организмов с сосудистыми растениями может также проявляться в форме образования «желвачков» на листьях некоторых тропических растений, относящихся к семействам мареновых, диоскорейных и др.

Примером альготрофии может служить симбиоз водного папоротника азолли с сине-зеленой водорослью анабеной, способной фиксировать атмосферный азот. Этот папоротник используется во Вьетнаме в посевах риса для повышения его урожая благодаря повышению обеспеченности культуры азотом.

На стволах и ветвях древесных растений нередко поселяются другие растения (водоросли, мхи, лишайники, папоротники, цветковые). Древесные растения служат для них субстратом для прикрепления, но не являются источником энергии и минеральных веществ. Такие растения получили название э п и ф и т о в. Взаимоотношения эпифитов с теми растениями, на которых они поселяются,— пример к о м м е н с а л и з м а, т. е. явления, когда один из партнеров получает пользу от связи с другим, а для второго партнера в этой связи нет ни пользы, ни вреда.

Эпифиты наиболее широко распространены в тропических лесах, где, помимо многочисленных травянистых эпифитов (папоротников, орхидных, бромелиевых), встречаются и кустарниковые эпифиты. В СССР из эпифитов широко распространены лишайники и частично мхи, поселяющиеся на нижних частях стволов деревьев. Эпифиты-лишайники наиболее обильно разрастаются на ветвях старых или вообще угнетенных деревьев. Это дает основание предполагать, что достаточно молодые и неугнетенные деревья обладают какой-то приспособленностью, препятствующей поселению на них лишайников-эпифитов, и что это свойство утрачивается при старении или угнетении деревьев. Нет сомнения, что обильное поселение эпифитов на ветвях деревьев может оказывать на них отрицательное влияние: оно увеличивает нагрузку на ветви; эпифиты конкурируют с древесными растениями за углекислоту; повышение влажности воздуха способствует поражению древесных растений грибными и бактериальными паразитами.

В тропических лесах, где широко распространены л и а н ы — растения со стеблями, нуждающимися в опоре, чтобы вынести свои листья вверх, имеет ценотическое значение взаимоотношение между ними и деревьями.

При формировании биогеоценозов в результате жизнедеятельности многочисленных организмов, входящих в состав биоценоза, абиотическая среда изменяется и экотоп превращается в б и о т о п. Характерной особенностью биотопа является его неоднородность по вертикали и по горизонтали, а также динамичность во времени. Последняя связана с изменениями метеорологических и гидрологических условий в течение каждого года и ряда лет; косвенно этим обусловлены колебания численности биокомпонентов, в особенности животных, деятельность которых имеет большое средообразующее значение.

Неоднородность и динамичность среды в большинстве растительных сообществ создает условия, при которых ни один вид растений не может полностью использовать наличные ресурсы энергии и вещества и тем самым исключить возможность участия в сообществах других видов растений. Как следствие этого в течение очень длительного периода времени шел отбор видов растений и животных, включая микроскопические организмы, способные существовать совместно в определенных условиях среды. Создавались биогеоценозы, в которых каждый вид занимал определенное место — экологическую нишу. При этом количественные соотношения видов изменялись в определенных пределах в соответствии с изменением условий их обитания в течение года и год от года. Формировались растительные сообщества из растений, использующих различные горизонты среды (надземной и подземной), с разной интенсивностью в отдельные годы и периоды года.

Легче всего обнаружить различия в использовании среды различными видами и группами растений в надземной части растительных сообществ, поскольку в большинстве случаев в их состав входят растения разной высоты (рис. 77, 78). Это особенно хорошо заметно в лесах, где растительные сообщества образованы не только деревьями, но и кустарниками, тра-

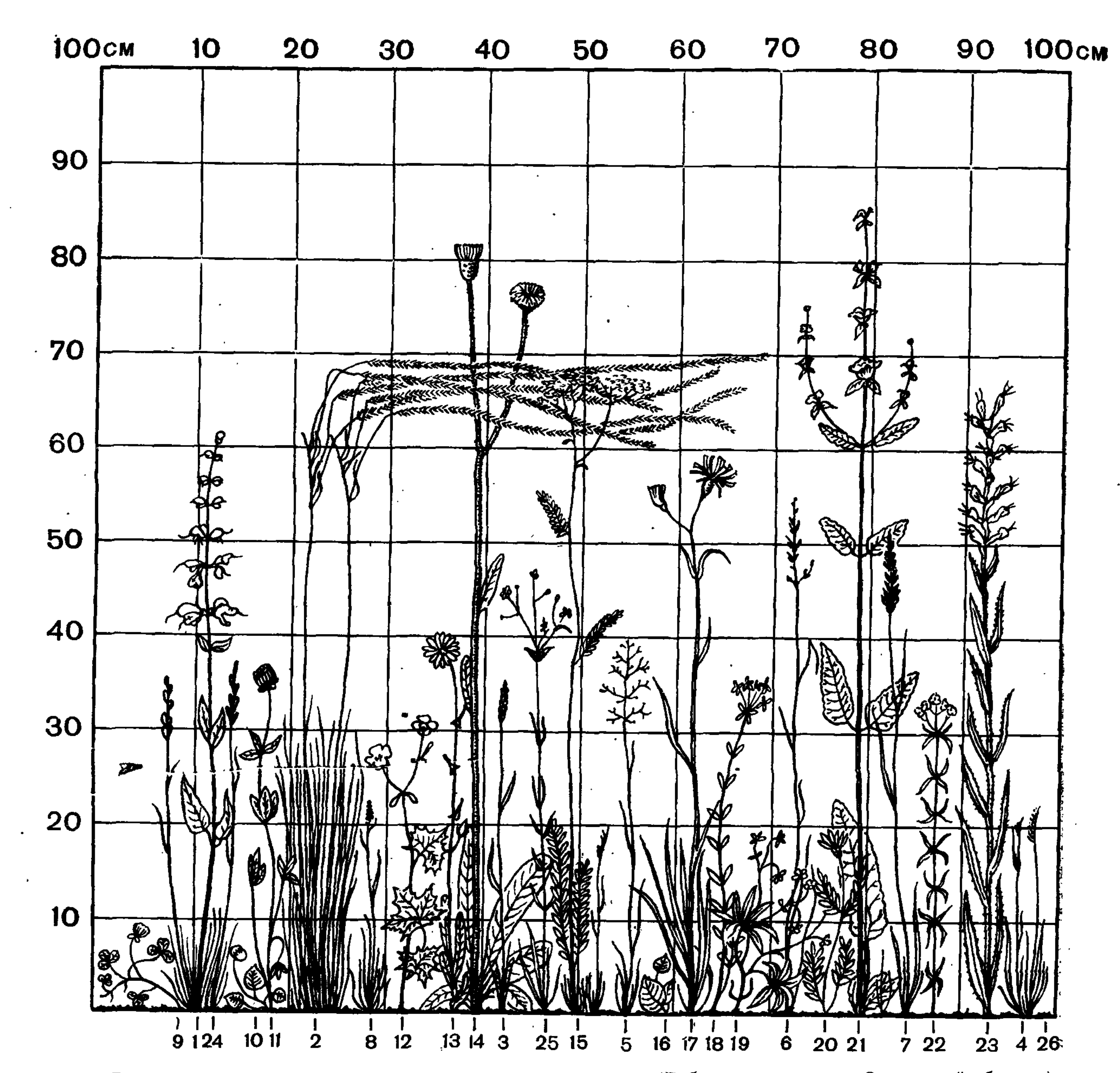


Рис. 77. Вертикальная проекция травостоя остепненного луга (Бобринская степь в Орловской области).

Дерновинные злаки и осоки: *1* — типчак; *2* — ковыль Иоанна; *3* — душистый колосок; *4* — горная осока. Корневищные злаки и осоки: *5* — полевица Сырейщикова; *6* — красная овсяница; *7* — келерия Делявиня; *8* — русская осока. Разнотравье (включая бобовые): *9* — ползучий клевер; *10* — песчаная фиалка; *11* — горный клевер; *12* — многоцветковый лютик; *13* — обыкновенный нивяник; *14* — крапчатый пазник; *15* — шестилепестная таволга; *16* — собачья фиалка; *17* — пурпуровый козелец; *18* — стройный молочай; *19* — семилисточковая лапчатка; *20* — датский астрагал; *21* — клубненосный зопник; *22* — северный подмаренник; *23* — красная румянка; *24* — луговой шалфей; *25* — злаколистная песчанка. Мхи: *26* — зеленый мох (сплошной покров).

вами, а нередко еще мхами и лишайниками. Во многих лесных сообществах, особенно в умеренных широтах, растения какого-либо вида или группы видов располагают свои листья в определенном интервале высоты над уровнем почвы, образуя достаточно четко оформленные и достаточно сомкнутые ярусы. Примером может служить расчленение еловых лесов на древесный, травяно-кустарничковый и моховой ярусы.

Ярусность наиболее хорошо выражена в сообществах, образованных растениями, относящимися к разным жизненным формам, имеющим различную форму роста. Например, это бывает в лесах при совместном произрастании деревьев, кустарников, трав и других расте-

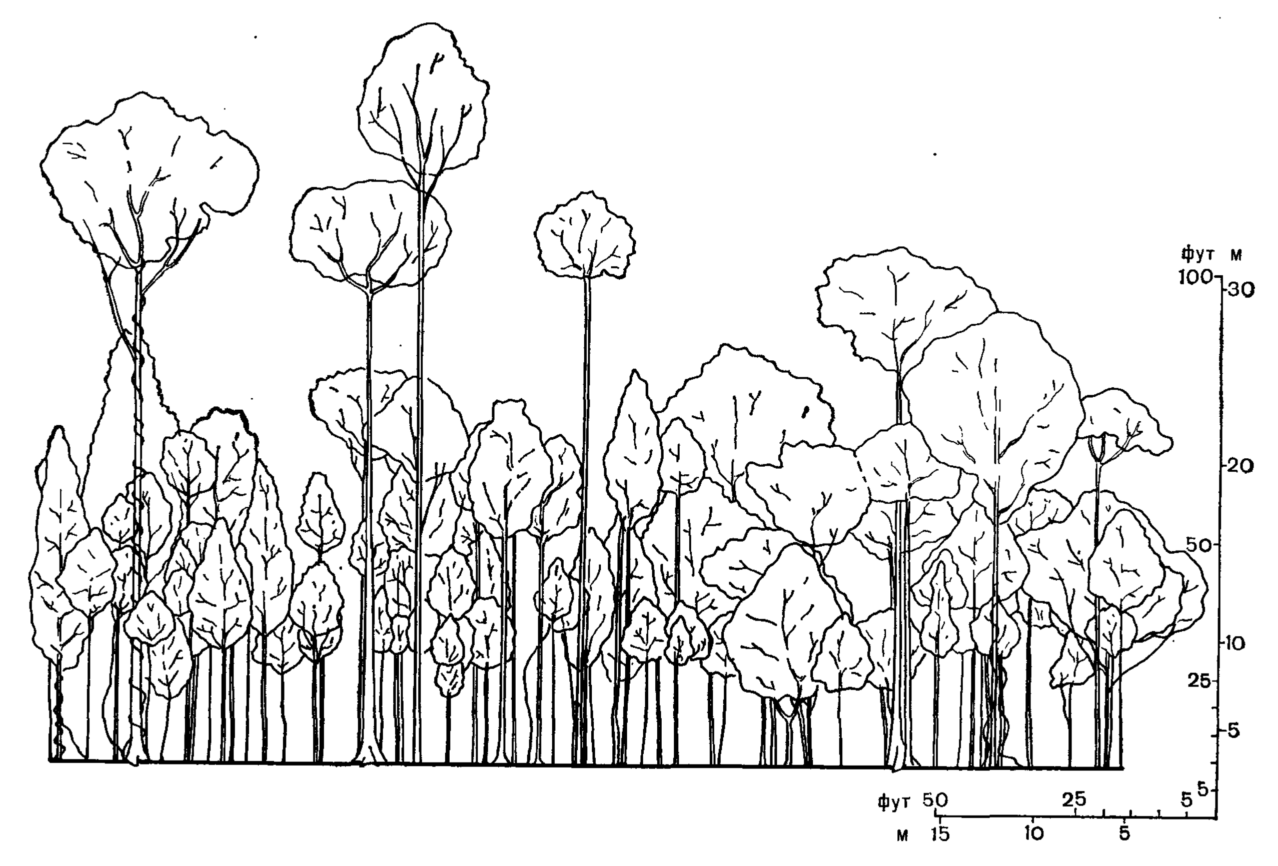


Рис. 78. Профильная диаграмма тропического леса на острове Калимантан (Борнео). Изображена полоса леса длиной около 60 *м* и шириной около 8 *м*. Показаны деревья высотой более 7 *м*.

ний. Ярусность слабо выражена или вовсе не выражена в сообществах, где все растения относятся к одной жизненной форме, например во многих травяных сообществах (степях, лугах).

Во всех растительных сообществах (за редким исключением), даже там, где нет четкого расчленения на ярусы, всегда заметны различия в высоте надземных органов растений и горизонты, различающиеся по насыщенности листовой поверхности. Этим обусловливается более полное использование солнечной энергии.

В надземной части растительных сообществ от верхнего уровня по направлению к поверхности почвы происходит изменение среды: снижается интенсивность света и изменяется его состав в связи с перехватом его выше расположенными листьями; повышается содержание CO_2, так как основным источником углекислоты является выделение ее почвой (дыхание почвы); увеличивается влажность воздуха; изменяется температура. В горизонтах максимального скопления листьев объем воздуха на единицу площади листьев меньше, чем там, где насыщенность листьями незначительна. В соответствии с этим листья растений различной высоты находятся в разных условиях по обеспеченности их светом, углекислотой и т. п. Естественно, растения, располагающие листья вблизи поверхности почвы, характеризуются большей теневыносливостью и влаголюбивостью. Их листья обычно содержат больше хлорофилла, что в сочетании с лучшей обеспеченностью углекислотой дает им возможность существования в условиях слабого освещения. Высокие растения оказывают влияние на низкорослые, перехватывая свет. Однако и растения низкорослые влияют на высокорослые, используя углекислоту, воду и элементы минерального питания. Это можно наблюдать в лесах, где удаление травяно-кустарничкового покрова приводит к резкому увеличению продуктивности деревьев.

Растения разных видов, входящих в состав растительных сообществ, обычно значительно различаются по глубине укоренения. С этим иногда связано совместное произрастание особей, отличающихся по их отношению к влажности почвы. Например, у ксерофитов ковылей

корневые системы располагаются в верхнем слое почвы; у гигрофита тростника корни проникают вглубь до уровня почвенно-грунтовых вод. Однако у всех растений, вне зависимости от глубины их укоренения, часть их корней (иногда функционирующих непродолжительное время) располагается в самом верхнем горизонте почвы, наиболее богатом элементами минерального питания растений, в особенности азотом.

Наряду с вертикальным расчленением сообществ существует расчлененность их в горизонтальном направлении на пятна, отличающиеся по количественному соотношению разных видов растений, по сомкнутости, продуктивности и другим свойствам. Такая неоднородность сообществ получила название мозаичности. Она в основном обусловлена неоднородностью в экотопе, деятельностью животных, средообразующим влиянием растений, воздействием человека.

Примером мозаичности, обусловленной неоднородностью в экотопе, могут быть изменения в пределах сообществ, связанные с наличием небольших понижений и повышений. То же самое происходит в результате деятельности животных-землероев, например кротов.

При заселении кротовин растениями создаются пятна, отличающиеся от окружающей их растительности, и только постепенно, спустя длительный период времени, эти различия стираются.

Любое растение в своей жизнедеятельности изменяет условия произрастания других растений. При этом мощные растения оказывают большее средообразующее влияние, чем маломощные. Группы особей одного и того же вида влияют на другие растения интенсивнее, чем единичные особи. Поэтому мозаичность, связанная с жизнедеятельностью растений, особенно ярко проявляется там, где в состав сообществ входят деревья или травы, образующие куртины, возникающие при вегетативном размножении или неравномерном обсеменении. В пределах лесных сообществ количественные соотношения видов нижних ярусов в непосредственной близости стволов деревьев иные, нежели в пространстве между стволами. То же наблюдается в пределах куртин травянистых растений и вне их. Мозаичность может также возникать в результате деятельности человека (например, при выборочной рубке леса).

Растительные сообщества подвержены непрерывным изменениям, зависящим от разных причин: особенностей сезонного ритма и жизненного цикла растений, воздействия человека и животных, изменения условий произрастания. При этом наряду с изменением состояния растительных сообществ может происходить смена одного растительного сообщества другим (сукцессия).

Различают смену состояний растительных сообществ по сезонам года (сезонную изменчивость) и в течение ряда лет, в связи с различиями в метеорологических и прочих условиях отдельных лет (разногодичную, или погодичную, изменчивость — флюктуацию).

На большей части земного шара (а в пределах нашей страны повсюду) в течение года происходят существенные изменения в световом, температурном и гидрологическом режимах и в соответствии с этим изменяются условия обитания растений в растительных сообществах, а животных в тех биоценозах, в состав которых входят определенные растительные сообщества. Это было и в прошлом. Поэтому в процессе формирования растительных сообществ происходил подбор видов, способных совместно существовать в изменяющихся по сезонам года условиях произрастания, отличающихся по особенностям ритма сезонной вегетации, по времени прохождения соответствующих фенологических фаз.

Подбор видов с различным ритмом сезонной вегетации определяет возможность совместного существования в сообществах большого числа видов и более полного использования растениями среды. Помимо того, это ведет к снижению интенсивности конкуренции между видами в сообществах. Особенности ритма сезонной вегетации отдельных видов растений проявляются в различиях в смене фенологического состояния — фенологических фаз — в течение вегетационного сезона. Благодаря этому в сообществах, образованных видами с различным ритмом сезонной вегетации, в течение года происходят изменения их внешнего вида — смена аспектов.

Аспект — внешний вид сообществ — определяется как вегетативными, так и генеративными органами растений. Например, в лесах аспект в основном определяется листвой деревьев; на моховых болотах — особенностями внешнего вида мхов; в тростниковых зарослях — внешним видом высоких надземных побегов тростника и в меньшей мере его соцветиями. Смена аспектов наиболее четко проявляется там, где в течение вегетационного сезона происходит смена массово цветущих видов растений. Это особенно заметно на многих типах лугов и степей, где в течение вегетационного сезона можно различать до 8—10 и более аспектов — фенологических стадий. В таких сообществах, где преобладающие виды имеют многолетние надземные органы, внешний вид некоторых не изменяется в течение вегетационного сезона, смена аспектов не выражена. Приме-

ром может служить сосновый лес с напочвенным покровом из кустистых лишайников (кладоний).

По вегетационному сезону изменяется не только внешний вид сообществ, но и (что более существенно) количественные соотношения между видами, воздействие отдельных видов и в целом сообщества на среду, продуктивность сообщества. В зависимости от состава растительного сообщества количественные соотношения его компонентов изменяются в течение вегетационного сезона более или менее заметно. Особенно велики изменения в количественном соотношении видов растений в травяных сообществах и в травяных ярусах лесных сообществ. В некоторых из них по вегетационному сезону происходит смена доминирующих растений. Особенно хорошо это заметно в таких сообществах, в состав которых входят виды с коротким периодом вегетации, приуроченным к весне: либо однолетние — э ф е м е р ы, либо многолетние — э ф е м е р о и д ы.

Эфемеры и эфемероиды преобладают там, где от весны к лету происходит резкое изменение условий произрастания, связанное с обеспечением растений водой или светом. Примером может служить пышное развитие ранней весной таких растений, как мятлик луковичный и осока толстостолбиковая в некоторых районах Средней Азии, когда условия увлажнения и температуры складываются благоприятно для их жизни. По аспекту такие сообщества в это время напоминают луга. Но как только наступает засуха с высокой температурой, от эфемеров остаются лишь семена, успевшие осыпаться на поверхность почвы, а у эфемероидов сохраняются лишь подземные органы, пребывающие в состоянии покоя до наступления благоприятных условий для их вегетации. То, что ранее напоминало луг, приобретает вид пустыни.

Аналогичные изменения, но вызванные изменением других условий обитания, происходят в некоторых типах коренных листопадных лесов, например в дубовых. Здесь ранней весной (до развертывания листьев дуба) в травяном покрове преобладают эфемероиды (хохлатка, ветреница, пролеска), успевающие закончить сезонный цикл развития к началу резкого изменения в световом режиме после полного развертывания листьев дуба, после чего в травяном ярусе начинают преобладать виды летней вегетации (сныть обыкновенная и др.). По вегетационному сезону происходит возникновение и отмирание особей, а также побегов и отдельных органов растений. В связи с различиями в новообразовании и отмирании по сезонам меняется масса надземных и подземных органов отдельных видов и в целом по сообществу. Наиболее заметные изменения происходят в массе недолговечных надземных органов растений: листьев деревьев с ежегодно опадающей листвой, надземных побегов травянистых растений.

В травяных сообществах от весны к осени вначале происходит более или менее быстрое увеличение массы надземных побегов, а затем то постепенное, то быстрое снижение продуктивности травостоев в связи с отмиранием листьев и целых побегов, осыпанием семян и т. д. Сезонные изменения в продуктивности травяных сообществ имеют большое значение для выбора сроков использования их как кормовых угодий.

Большое значение в жизни сообществ имеют сезонные изменения в появлениях всходов, в их отмирании, в переходе особей растений из одного возрастного состояния в другое.

Любой год своеобразен по метеорологическим и гидрологическим условиям. Периодически повторяются годы с особенно обильными атмосферными осадками либо особо засушливые или с малоснежной морозной зимой и т. д. В поймах рек год от года изменяется длительность заливания полыми водами и мощность отлагаемого наилка. Все это определяет изменения по годам условий произрастания растений и влияет на условия обитания животных, входящих в состав биоценозов, на изменение численности животных. Периодически численность некоторых видов животных резко возрастает, что оказывает большое непосредственное (при поедании животными растений) и косвенное (через изменение условий произрастания, например в результате деятельности землероев) влияние на растения.

Погодичные изменения растительных сообществ (флюктуации) могут быть то более, то менее значительными. Для них характерны устойчивость флористического состава, отсутствие выпадения одних видов и внедрение других, что происходит при смене одного сообщества другим. Количественные соотношения видов травянистых растений по годам колеблются то в большей, то в меньшей степени, так же как и продуктивность надземных и подземных органов.

Флюктуации (погодичные изменения) в отличие от с у к ц е с с и й характеризуются ненаправленностью своих изменений.

В разные годы, в зависимости от причин, вызывающих изменения, они могут быть направлены то в одну, то в другую сторону: в годы с большим количеством атмосферных осадков в сообществах увеличивается участие видов, более требовательных к влаге; в засушливые годы, наоборот, возрастает роль видов, устойчивых к недостатку воды, и т. д. После устранения причины, вызвавшей изменения, сооб-

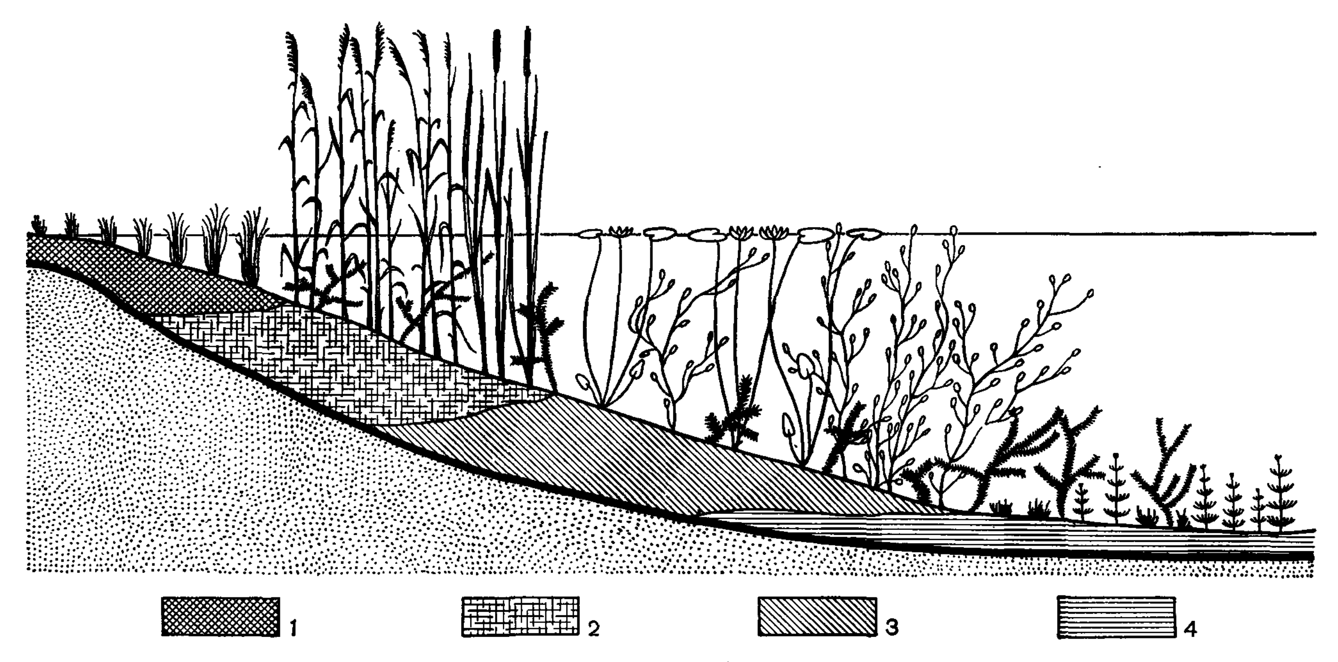


Рис. 79. Схема зарастания озера. Растительность (начиная от берега): осоки, тростник, камыш и рогоз (с примесью *погруженных в воду растений*); *кувшинки; кубышки и другие растения с плавающими листьями;* рдесты и другие погруженные в воду растения; донные мхи и водоросли (глубоководная часть озера без высших растений).

1 — осоковый торф; *2* — тростниковый и камышовый торф; *3* — сапропелевый торф; *4* — сапропелит.

щество обычно довольно быстро возвращается к состоянию, близкому к исходному. Практическая обратимость погодичных изменений — важнейший признак, отличающий их от сукцессий. Погодичные изменения особенно отчетливо выражены в травяных сообществах (луга, степи), в местах с изменчивым по годам гидрологическим режимом (поймы, западины), в районах, где метеорологические условия достаточно резко изменяются от года к году. Наиболее полно эти изменения изучены на лугах, в степях и пустынях. Некоторые погодичные изменения малозаметны на глаз или выражаются в периодической взаимной смене преобладающих растений. В одни годы преобладает один вид (или одни виды), в другие — другой вид (или другие виды). Однако иногда, например при длительном застое воды в пойме, при суровой малоснежной зиме, последовавшей за очень засушливым летом, в результате резкого увеличения численности растительноядных животных происходит массовое отмирание преобладающих видов растений. Вместо них начинают преобладать виды, способные быстро занимать освободившиеся места, обычно размножающиеся вегетативно, а нередко к тому же имеющие большой запас всхожих семян в почве. Эти виды, названные Л. Г. Раменским эксплерентами (выполнителями), не обладают большой конкурентной способностью. Поэтому, как только причина, вызвавшая отмирание ранее преобладавших видов, перестает действовать, эти виды вновь начинают преобладать, а участие эксплерентов сильно снижается.

Погодичная изменчивость сообществ имеет большое значение для разработки рациональных приемов использования и улучшения кормовых угодий, поскольку по годам изменяются урожайность и качество урожая, а также эффективность отдельных приемов улучшения (внесения удобрений, подсева и пр.).

Ни одно сообщество не существует вечно, рано или поздно оно сменяется другим сообществом. Это происходит при воздействии внешних причин либо в результате изменения среды в связи с жизнедеятельностью организмов, образующих биоценозы, в том числе при внедрении в сообщества новых видов. Среди многообразных форм смен сообществ различают первичные и вторичные сукцессии. Первичные сукцессии представляют собой естественную смену сообществ на территориях, ранее не занятых растительностью, например на песчаных отмелях в поймах рек, в местах, освободившихся после отступления ледников, и пр. В зависимости от субстрата (его физических и химических свойств) здесь вначале поселяются либо только бактерии, водоросли и лишайники, либо наряду с ними сосудистые растения.

Постепенно создается сомкнутый растительный покров, начинает формироваться почва, в которой происходит накопление органического вещества и элементов минерального питания, в частности азота, создаются условия для формирования растительных сообществ, типичных для данной природной зоны и данных условий рельефа, увлажнения и т. п. (например, хвойных лесов для таежной зоны, степей для степной зоны и т. д.). При нарушении сообществ, возникших при первичных сукцессиях, происходит смена сообществ в направлении возврата к состоянию, близкому к исходному,— вторичные сукцессии.

В настоящее время первичные сукцессии происходят на относительно небольших площадях. Основное значение имеют вторичные сукцессии. Из причин, вызывающих вторичные сукцессии, за последние десятилетия особенно большое значение имеет деятельность человека (вырубка леса, осушение болот, выпас скота и т. д.). В зависимости от формы воздействия человека эти смены происходят либо быстро, катастрофически (вырубка леса), либо постепенно (при внесении удобрений на луга). Воздействие человека может выражаться в непосредственном воздействии на растительность (вырубка леса) без изменения экотопа или в изменении среды без непосредственного воздействия на растительность (осушение болот).

При изменении условий произрастания, если измененные условия впоследствии поддерживаются человеком (при ежегодном внесении удобрений на луга), формируются новые, достаточно устойчивые сообщества.

При уничтожении растительности без изменения почвенно-грунтовых условий происходит смена сообществ в направлении возврата к состоянию, характеризующему исходный коренной тип. Например, при уничтожении хвойных лесов на вырубках или гарях вначале разрастаются травы (вейники, иван-чай и др.), а затем постепенно формируются насаждения из мелколиственных пород (береза, осина), под пологом которых поселяются ель или другие хвойные, которые впоследствии выходят в первый ярус и образуют растительные сообщества, сходные с существовавшими до нарушения.

Изучение смен сообществ под влиянием воздействия человека имеет большое теоретическое и практическое значение для разработки мер охраны природы и рационального использования природных растительных ресурсов.

Классический пример смены сообществ под влиянием жизнедеятельности организмов — это процесс зарастания озер. В воде любого озера, в особенности если оно богато азотом и зольными элементами, обитает огромное количество микроскопических организмов (водоросли, простейшие и др.). Отмирая, они падают на дно вместе с мелкоземом, приносимым в озеро со склонов. Этот процесс, повторяясь из года в год, приводит к образованию на дне озера сапропеля, к уменьшению глубины озера, к проникновению солнечного света до дна озера. В результате создаются условия для поселения мхов и многоклеточных водорослей, что обусловливает ускорение накопления на дне озера органических остатков (сапропелевый торф) и приводит к еще большему обмелению водоема. А это сопровождается поселением сосудистых растений с погруженными в воду побегами или с плавающими на поверхности воды листьями (рдесты, кувшинки, кубышки и др.). Следующей стадией зарастания озера является поселение озерного камыша и обыкновенного тростника, развивающих огромную массу надземных побегов, из которых после их отмирания образуется камышовый или тростниковый торф. При дальнейшем заполнении озера отмершими остатками растений и его обмелении поселяются осоки. Озеро постепенно превращается в болото. Наблюдая отдельные пояса водной растительности на зарастающем озере, можно восстановить основные стадии его зарастания — превращение в болото.

В настоящее время человек на огромной площади (свыше 1,4 млрд. *га*) создал искусственные сообщества путем посева и посадки растений в целях получения зерна, овощей, фруктов, корма для скота, сырья для промышленности и т. д. В посевах и посадках, созданных человеком, есть основные признаки, характерные для природных растительных сообществ: влияние растений друг на друга и на среду, создание особой, свойственной этим сообществам фитосреды.

Таким образом, современный растительный покров Земли состоит не только из фитоценозов (природные сообщества), но и агроценозов (искусственные сообщества).

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ СУШИ И ОКЕАНА

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ СУШИ

Каждая страна, каждая область суши имеет свою, характерную для нее флору, т. е. свой набор семейств, родов и видов, который более или менее отличается от флоры других стран. Флоры (как и фауны) никогда не бывают совершенно одинаковыми в двух странах или в двух разных областях одной и той же страны.

Эти различия отчасти объясняются разнообразием геологических, орографических, почвенных и особенно климатических условий. Так, бананы, ананас или тропические пальмы не могут произрастать в областях с холодным или даже умеренным климатом, а северная береза не встречается в тропических странах.

Но в то же время в тропических областях разных стран и особенно разных материков наблюдаются большие различия в составе флоры, причем даже в тех случаях, когда почвенные и климатические условия очень сходны. Так, семейство бромелиевых (Bromeliaceae), куда входит ананас, встречается почти исключительно в тропической и отчасти субтропической Америке (только один вид в тропической Западной Африке), в то время как другое тропическое семейство — пандановых (Pandanaceae) — совершенно отсутствует в Америке и приурочено к тропическим и отчасти внетропическим областям Старого Света. Таких примеров можно привести множество.

Эти факты говорят о том, что характер флоры данной области нельзя объяснить только почвенными и климатическими условиями. Очевидно, флористические различия объясняются и другими факторами. Таковы географическая изоляция, миграция и дифференциальное вымирание (полное или частичное) отдельных флористических комплексов или целых флор.

В результате географической изоляции многие области Земли характеризуются очень своеобразной флорой, в составе которой много эндемичных (произрастающих только на данной территории) видов, родов и даже семейств.

Исключительное своеобразие и высокий эндемизм флоры Австралии, Мадагаскара и Новой Каледонии объясняются очень длительной их изоляцией. Географическая изоляция характерна не только для материков и островов, но и для отдельных высоких гор или целых горных систем (например, Альпы, Кавказ или Гималаи), пустынь, окруженных более влажными территориями, и вообще для любой области, окруженной теми или иными барьерами, служащими преградой для распространения растений.

Одним из важнейших факторов, изменяющих состав флоры любой страны, является расселение, или миграция, растений, т. е. их распространение иэ одной области в другую. Процесс миграции происходит с разной скоростью, то очень быстро, то, наоборот, очень медленно и постепенно.

В некоторых случаях из одной области в другую могут переноситься целые растения. Это относится к одноклеточным и небольшим водным растениям (водоросли, ряски и др.) или к растениям типа перекати-

поле, например Ceratocarpus arenarius из семейства маревых (Chenopodiaceae). Обычно переносится не все растение, а лишь определенная его часть: споры, семена и плоды, соплодия, сеянцы (у мангровых растений), выводковые почки (у печеночника маршанции), клубеньки и пр.

Для обозначения частей растения, служащих для распространения, шведский ботаник Сернандер (1927) предложил специальный термин — диаспора (от греч. diaspeiro — разбрасываю вокруг, рассеиваю). Синонимами диаспоры являются единицы распространения: зачаток, пропагула, гермула, мигрула и диссемула.

Морские течения, ветер и животные (особенно птицы) могут способствовать быстрому распространению диаспор иногда на очень далекие расстояния. Изолированные вулканические острова, возникающие в океане далеко от материков, могут заселяться только таким путем. Именно так заселялись, например, Гавайские острова. Широкое распространение многих пресноводных растений обязано главным образом птицам, а распространению мангровых растений способствуют морские течения.

В большинстве случаев, однако, диаспоры распространяются более медленно и постепенно, и, как правило, расселение идет по определенным путям и направлениям, которые называются миграционными путями.

Миграционный путь редко представляет собой вполне удобную трассу для беспрепятственного распространения растений. Обычно на нем встречаются различного рода преграды, затрудняющие расселение. Наиболее удобным миграционным путем является путь, названный известным палеонтологом и биогеографом Дж. Симпсоном (1965) «коридором». «Коридор» представляет собой миграционную трассу, вдоль которой возможно массовое распространение многих видов или даже целых флор из одной области в другую. Типичным «коридором» служило существовавшее в третичное время море Тетис.

«Коридорами» являются также речные долины или непрерывные горные цепи, как, например, Гималаи.

В отличие от «коридора» Симпсон называет «фильтром» миграционный путь, по которому расселение происходит очень избирательно. Для одних видов растений «фильтр» представляет собой вполне удобный миграционный путь, в то время как для многих других он является непреодолимым барьером. В результате не все элементы флоры данной области могут мигрировать в другую область. Для лесных растений «фильтром» может быть степь, а для степных — пустыня. Как отмечает Симпсон, межконтинентальные мосты суши отличаются сильно выраженным «фильтровым» характером. Таким «фильтровым мостом» является, например, мост, соединяющий Северную Америку с Южной. Другим, более близким нам, примером является кавказский перешеек, служащий «фильтровым мостом» между южнорусскими и переднеазиатскими флорами.

Основным, и притом широко распространенным, типом миграционного пути является «ступенчатый» путь.

Он представляет собой прерывистый путь, состоящий из отдельных «ступенек», подобно каменной переправе через речку. Это или цепь островов (архипелаг типа Алеутских островов), или цепь изолированных гор, отделенных глубокими долинами, или цепь озер. В лесостепной зоне «ступенчатым» миграционным путем является ряд лесных участков, отделенных степными пространствами. В отличие от «коридоров» «ступенчатый» путь характеризуется значительно меньшей скоростью миграции и большей избирательностью (в этом отношении он приближается к «фильтру»). Наличие многих островных «ступенек» особенно характерно для Тихого океана, что играло очень большую роль в истории флоры Тихоокеанского бассейна.

В результате совместного действия трех основных факторов — эволюции, миграции и вымирания (частичного или полного) — возникла чрезвычайно сложная и мозаичная картина современной флоры Земли. Эволюция не происходит без миграции, хотя бы очень ограниченной, а миграция, когда она происходит медленно и постепенно, обычно сопровождается эволюционными изменениями, хотя бы на подвидовом уровне. Вымирание обычно также представляет собой процесс медленный и постепенный. Но во многих случаях благодаря резким изменениям климатических и других физико-географических условий, а иногда и по чисто биологическим причинам происходит резкое изменение или даже катастрофическое уничтожение целых флор. Так, например, из-за оледенений, происходивших в четвертичном периоде, на значительных пространствах Северной Евразии была уничтожена богатая лесная третичная растительность, отдельные участки которой сохранились лишь в некоторых убежищах (рефугиумах) третичной флоры, например в Колхиде и Талыше. После уничтожения прежней флоры всегда рано или поздно следует интенсивная иммиграция, и тогда образуется новая флора, иногда смешанная, возникшая из разных источников. Ярким примером может служить остров Кракатау близ Явы, на котором вулканическое извержение в 1883 г. пол-

ностью уничтожило весь растительный покров, но уже в 1933 г. на нем успешно произрастали растения 271 вида.

Флора каждой страны слагается из:

уцелевших и неизменившихся или слабо изменившихся древних форм, обитавших здесь еще до четвертичного периода;

видов, представлявших непосредственный результат изменения третичных форм под влиянием условий жизни в данной стране;

видов, переселившихся в позднейшую эпоху.

В своей классической работе «Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня» (1888) А. Н. Краснов обозначает флору всякой данной страны формулой

$$F = f_1 + f_2 + f_3,$$

где F — совокупность всех ныне живущих видов; f_1, f_2, f_3 — три указанных выше элемента. На основании относительного преобладания того или иного из этих трех элементов А. Н. Краснов различает три типа флор.

Первый тип флоры, который известен под названием реликтового, характерен для Канарских островов, Японии, Китая, некоторых частей Северной Америки и многих других стран. Благоприятные орографические и климатические условия способствовали сохранению большого процента мало изменившихся древних, реликтовых форм, уже давно произрастающих в данной области. Флоры подобного типа наиболее приближаются к идеальной формуле $F = f_1$.

«Бо́льшая часть Западной Европы,— пишет А. Н. Краснов,— может быть представительницей другого типа. Ход исторических событий был здесь особенно бурный, непостоянный. Подобно тому как древняя греко-римская цивилизация погибла под напором вторгнувшихся варваров — и от нее до нас дошли лишь жалкие остатки, так же точно, за исключением немногих представителей, под влиянием холода ледникового периода погибли роскошные третичные формы — и новая, арктического характера флора заняла их место. Но господство ее продолжалось лишь некоторое время; вскоре, вследствие обусловленного различными признаками смягчения климата, древняя флора стала теснить арктическую и во многих местах вытеснила ее почти совершенно... Таким образом, Европа была страной постоянного движения форм, страной переселений и, в то время как в Японии и на Мадейре за весь длинный период времени, протекший от конца третичного периода до настоящей минуты, почва была одета флорой приблизительно сходного характера, в Европе можно найти много пунктов, флора которых за этот период изменилась радикально.

Таким образом, тут флора менялась дважды. И хотя ныне существующая и сходна с древнетретичной, но она все же стоит от нее так же далеко, как далеки итальянцы от своих славных предков — римлян. Флора здесь стремится приблизиться к идеальному случаю $F = f_3$». Флоры подобного типа были названы миграционными.

Флора Средней Азии может служить, по мнению А. Н. Краснова, типом третьего рода флор. «С давно прошедших времен и до настоящей минуты климат страны постоянно изменяется, но изменения эти происходят все в одну и ту же сторону. Как в странах первого типа, так и здесь ледниковый период и другие климатические изменения хотя и давали себя чувствовать более или менее сильно, но не могли, однако, изменить общего хода событий — в данном случае, например, постепенного усыхания, усиления континентальности. Постепенное и все усиливающееся действие одних и тех же факторов на флору не могло не вызвать в ней соответствующих приспособлений и изменений.

В то время как в Западной Европе, при постоянных изменениях климата и переселениях, как полагают Христ и Де Кандоль, не образовалось со времен третичного периода ни одного хорошего вида, здесь, под влиянием векового и постоянно усиливающегося действия одних и тех же факторов на миллионы поколений, можно ожидать — на основании многих данных — противного. Здесь, где флора ближе всего к идеальному $F = f_2$, легче, чем где-либо, путем сравнения ее с третичной или флорами типа $F = f_1$ изучать историю перерождения палеоарктической флоры в современную. Хотя и здесь формула флоры будет $F = f_1 + f_2 + f_3$, но при преобладании f_2 остальные, менее многочисленные элементы легче могут быть выделены». Такие флоры можно назвать трансформационными.

Эти три установленных А. Н. Красновым типа флор редко встречаются в чистом виде. и в природе мы обычно имеем дело с различными их комбинациями.

Сравнительное изучение флор разных стран привело к необходимости создать флористическую систему, т. е. разделить земной шар на естественные флористические единицы. Эти попытки предпринимались уже давно. Одна из первых, и притом для своего времени чрезвычайно удачная, принадлежит датскому ботанику Скоу (1823). Скоу разделил флору земного шара на 25 царств, некоторые из которых, в свою очередь, подразделяются на провинции

(термины, до сих пор принятые в ботанической географии). В таком делении Скоу, как и последующие авторы, учитывал степень эндемизма, т. е. число таксонов, произрастающих только на данной территории. Он считал, что для выделения той или иной территории в особое флористическое царство необходимо, чтобы по крайней мере половина видов и четверть родов были эндемичны. Кроме того, флористическое царство должно характеризоваться также эндемичными семействами или хотя бы семействами, характеризующимися разнообразием в пределах территории царства. Современный подход к флористическому районированию во многом близок к принципам, сформулированным много лет назад Скоу.

Впоследствии разработкой флористической системы земного шара занимался ряд крупных ботаников, из которых наиболее крупный вклад сделал А. Энглер.

Все последующие системы, в том числе флористическая система автора этих строк, представляют собой дальнейшее развитие флористического деления А. Энглера, первый вариант которого был опубликован в 1882 г., а последний — в 1924 г.

Существует некоторое, хотя и не очень строгое, соответствие между рангом единиц флористической системы (в современной ботанической литературе единицы флористической системы называются фитохорионами): царствами, областями, провинциями и округами — и таксономическим рангом тех систематических единиц (таксонов), по которым устанавливается различие между флористическими территориями. Так, флористические царства характеризуются определенным, в некоторых случаях довольно значительным, семейственным эндемизмом и очень высоким родовым эндемизмом, в то время как флористические области устанавливаются обычно на основании наличия эндемичных родов и достаточно высокого видового эндемизма. Флористические области обычно представляют собой крупные очаги видообразования и часто характеризуются эндемичными секциями и подсекциями даже в крупных неэндемичных родах. Флористические провинции далеко не всегда характеризуются эндемичными родами, и их видовой эндемизм значительно менее высокий, чем у областей. Наконец, округи обладают главным образом подвидовым и лишь слабо выраженным видовым эндемизмом. Округи — это самые молодые фитохорионы, происхождение которых относится к геологически недавнему времени, очень часто к наиболее поздним эпохам четвертичного периода.

Флора суши земного шара подразделяется на 6 флористических царств (цветная карта 2 на вклейке).

I. ГОЛАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

Голарктическое царство — самое крупное из всех и занимает больше половины всей суши. Оно охватывает всю Европу, северную внетропическую Африку, всю внетропическую Азию и почти всю Северную Америку. Несмотря на огромную протяженность его территории и ее разъединенность на европейскую и североамериканскую части, флоры отдельных областей царства тесно связаны между собой и имеют общее происхождение.

В составе голарктической флоры около 40 эндемичных семейств, из которых назовем Calycanthaceae, Glaucidiaceae, Hydrastidaceae, Circaeasteraceae, Hypecoaceae, Trochodendraceae, Tetracentraceae, Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae, Platanaceae (один вид в Индокитае), Eucommiaceae, Leitneriaceae, Paeoniaceae, Stachyuraceae, Davidiaceae, Helwingiaceae, Adoxaceae, Scheuchzeriaceae. Широко представлены семейства магнолиевых (Magnoliaceae), лавровых (Lauraceae), лютиковых (Ranunculaceae), барбарисовых (Berberidaceae), гамамелидовых (Hamamelidaceae), буковых (Fagaceae), березовых (Betulaceae), ореховых (Juglandaceae), гвоздичных (Caryophyllaceae), маревых (Chenopodiaceae), гречишных (Polygonaceae), свинчатковых (Plumbaginaceae), чайных (Theaceae), ивовых (Salicaceae), крестоцветных (Brassicaceae), вересковых (Ericaceae), первоцветных (Primulaceae), мальвовых (Malvaceae), молочайных (Euphorbiaceae), волчниковых (Thymelaeaceae), розоцветных (Rosaceae), камнеломковых (Saxifragaceae), бобовых (Fabaceae), кизиловых (Cornaceae), аралиевых (Araliaceae), зонтичных (Apiaceae), крушинных (Rhamnaceae), горечавковых (Gentianaceae), бурачниковых (Boraginaceae), норичниковых (Scrophulariaceae), губоцветных (Lamiaceae), колокольчиковых (Campanulaceae), сложноцветных (Asteraceae), лилейных (Liliaceae), ирисовых (Iridaceae), орхидных (Orchidaceae), ситниковых (Juncaceae), осоковых (Cyperaceae) и злаков (Poaceae). Из хвойных широко представлены сосновые (Pinaceae) и кипарисовые (Cupressaceae). Папоротники представлены главным образом семействами аспидиевых (Aspidiaceae) и многоножковых (Polypodiaceae). В большинство этих семейств входит много эндемичных голарктических родов и множество эндемичных видов.

Голарктическое царство подразделяется на три подцарства — Бореальное, Древнесредиземноморское и Мадреанское.

А. БОРЕАЛЬНОЕ ПОДЦАРСТВО

Бореальное подцарство — самое обширное из трех подцарств голарктической флоры. В то же время оно характеризуется наиболее богатой

флорой, в составе которой гораздо больше эндемичных семейств и родов, чем в двух других подцарствах. Для некоторых областей Бореального подцарства характерно значительное число древних и примитивных семейств и родов.

1. Циркумбореальная, или Евросибирско-Канадская, область. Это самая крупная флористическая область суши, значительная часть которой находится на территории Советского Союза. Сюда входят Европа (за исключением частей, относящихся к Средиземноморской области), Северная Анатолия, Кавказ (за исключением аридных частей и Талыша), Урал, Сибирь, Дальний Восток (за исключением юго-восточной части по среднему течению Амура), Камчатка, Северный Сахалин, северные Курилы, Алеутские о-ва, Аляска, бо́льшая часть Канады и небольшая часть США (в районе оз. Верхнего и в горах к северо-востоку от оз. Онтарио). В большинстве флористических систем евразийская и Северо-Американская части области относятся к разным областям и лишь немногими, как, например, Браун-Бланке (1923), признается единая Евросибирско-Североамериканская область. Для этой области наиболее характерны широколиственные и хвойные леса, а также тундра и степи.

Из хвойных наиболее распространены виды: сосны (Pinus), ели (Picea), пихты (Abies) и лиственницы (Larix), а в Канаде также цуга (Tsuga) и туя (Thuja). Из многочисленных лиственных пород наиболее характерны для этой области виды: дуба (Quercus), бука (Fagus), березы (Betula), ольхи (Alnus), клена (Acer), граба (Carpinus), тополя (Populus), ивы (Salix), ясеня (Fraxinus), вяза (Ulmus), липы (Tilia), грецкого ореха (Juglans), каркаса (Celtis), острии (Ostrya), кизила (Cornus). Из других древесных растений характерны также виды: сливы и вишни (Prunus), ежевики (Rubus), боярышника (Crataegus), груши (Pyrus), яблони (Malus), рябины (Sorbus), спиреи (Spiraea), клекачки (Staphylea), рододендрона (Rhododendron), жимолости (Lonicera), калины (Viburnum), бузины (Sambucus), крушины (Rhamnus), брусники и черники (Vaccinium). Наряду с лесами очень характерны луга, которые в южных районах Европейской части СССР и Сибири переходят в степь. Для северных районов характерны обширные болота и тундра. В горах лесная растительность образует пояса, верхний из которых обычно состоит из хвойных лесов. Выше лесного пояса расположен пояс высокогорной (субальпийской и альпийской) растительности, очень богатой эндемичными формами.

Во флоре Циркумбореальной области нет эндемичных семейств, но здесь много эндемичных или почти эндемичных родов, в том числе крестоцветные Lunaria (Средняя и Юго-Восточная Европа), Borodinia (Восточная Сибирь), Gorodkovia (Северо-Восточная Сибирь), Redowskia (Якутия), род Soldanella из семейства первоцветных (Южная и Средняя Европа), зонтичные Physospermum, Astrantia и Thorella (последний род только в Европе), род Pulmonaria (медуница) из семейства бурачниковых, род Erinus из семейства норичниковых (Пиренеи, Апеннины и Альпы), три рода из преимущественно тропического семейства геснериевых — Ramonda (Центральные и Восточные Пиренеи и прилегающие горы Северо-Восточной Испании, Балканский п-ов) и Haberlea и Jankaea (оба на Балканском п-ове), род Stratiotes (телорез) из семейства водокрасовых, сложноцветное Telekia (от Средней Европы до Кавказа), а также много эндемичных видов. Особенно много эндемичных видов в горных районах — в Пиренеях, Альпах, Карпатах, на Кавказе, в горах Сибири и Канады.

Обширная Циркумбореальная флористическая область расчленяется на ряд провинций, объединенных особенностями состава флоры и своим эндемизмом. Учитывая, что бо́льшая часть Циркумбореальной области лежит в пределах территории СССР, мы считаем нелишним несколько подробнее охарактеризовать ее и дать перечень всех провинций, в том числе лежащих за пределами СССР.

Арктическая провинция. В эту циркумполярную провинцию входят Гренландия, Исландия, Фарерские о-ва, Ян-Майен, северные безлесные районы Норвегии, Финляндии, Европейской части СССР и Сибири (включая все Чукотское нагорье и низовья Анадыря), Медвежий, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, все острова сибирских морей, безлесные районы Северной Америки, все острова к северу от Североамериканского материка; в Беринговом море Арктическая провинция доходит на юг до о-вов Прибылова.

Флора этой провинции очень бедна и насчитывает немногим более 1000 видов. При этом во флоре Гренландии около 400 видов, Исландии — 375 видов, востока Большеземельской тундры — 468 видов, Новой Земли — 200 видов, Земли Франца-Иосифа — только 37 видов. Флористически относительно наиболее богата Чукотка, насчитывающая около 800 видов. Это объясняется тем, что в течение плейстоцена она не подвергалась сплошному оледенению. Эндемичных родов в Арктической провинции почти нет, если не считать маленького рода Dupontia (всего 2 вида) из семейства злаков. Но эндемичных видов и подвидов в арктической флоре более 100, главным образом на Чукотке и Аляске. Среди них имеются лютик (Ranunculus sabinei), мак (Papaver polare), несколько видов

ивы (Salix arctica и др.), виды крестоцветного рода Braya, виды мытника (Pedicularis), злаки (Colpodium vahlianum, C. wrightii, Puccinellia angustata) и др.

Арктическая флора сравнительно очень молода. Хотя первые этапы ее развития относятся, вероятно, к началу четвертичного (антропогенового) периода, но полностью она сформировалась лишь в течение послеледникового, или голоценового, времени, т. е. за последние 10 тыс. лет. При этом очень большую роль сыграла иммиграция видов, произраставших ранее вокруг пояса сплошного оледенения.

Растительный покров Арктической провинции беден и почти лишен деревьев. На юге, особенно в более многоснежных районах, характерны кустарниковые сообщества. Кустарники представлены главным образом арктическими видами ивы и березы. Очень характерны кустарнички из семейства вересковых (виды Vaccinium и Arctostaphylos) и травянистые растения из семейства осоковых — виды пушицы (Eriophorum) и осоки (Carex). В более северных широтах растительность состоит из практически одноярусных сообществ. Особенно характерны виды куропаточной травы (Dryas) из семейства розоцветных и некоторые стелющиеся ивы (Salix polaris и др.), а также многолетние травянистые растения из семейства злаков, крестоцветных и гвоздичных. Очень характерны виды камнеломки (Saxifraga) из семейства камнеломковых, мытника (Pedicularis) из семейства норичниковых, лапчатки (Potentilla) из семейства розоцветных и оксирия (Oxyria digyna) из семейства гречишных. Однолетних трав очень мало, а нередко они полностью отсутствуют.

Атлантическо-Европейская провинция. Простирается от северо-западных и северных частей Пиренейского п-ова до Юго-Западной Норвегии и включает бóльшую часть Франции (Армориканский массив, Аквитанский и Парижский бассейны, Центральный массив), низовья Рейна, бóльшую часть Северо-Германской низменности, Ютландию, всю Великобританию и Ирландию с прилегающими островами. Ее восточная граница приблизительно соответствует восточной границе падуба (Ilex aquifolium) в Западной Европе. В Северо-Восточной Европе ряд атлантических видов достигает Финского залива. Атлантические виды распространены в Парижском бассейне до Парижа, иногда даже до Шампани и захватывают низменные части Центрального массива.

Эндемичные роды Petrocoptis из семейства гвоздичных (Пиренеи) и Thorella из семейства зонтичных (Португалия и Франция); имеется несколько десятков эндемичных видов, из которых отметим хохлатку (Corydalis claviculata), европейский утесник (Ulex europaeus) и ряд близких к нему видов, английский дрок (Genista anglica), щетинковидный луговик (Deschampsia setacea). Характерно наличие целого ряда теплолюбивых растений, что объясняется мягкостью зимы.

Леса образованы главным образом листопадными деревьями, дубами и буком, из которых первые преобладают на юге, а вторые — в центральной части, на севере и востоке. В Западной и Центральной Франции (Нормандия) появляется также белая пихта (Abies alba). Нередок каштан (Castanea sativa). Характерно наличие в подлеске вечнозеленых растений: падуба (Ilex aquifolium), иглицы (Ruscus aculeatus). Обычен плющ (Hedera helix).

Наряду с лесами распространены кустарниковые заросли и верещатниковые пустоши, для которых характерны вересковые (Calluna и Erica) и безлистные бобовые (Ulex europaeus, Genista anglica и Cytisus scoparius).

Центральноевропейская провинция простирается от Центрального массива, Лотарингского плоскогорья, массива Арденны, Рейнских Сланцевых гор, Юго-Восточной Норвегии, Южной Швеции и Аландских о-вов до побережья Финского залива (включая побережье Карельского перешейка и окрестности Ленинграда). Восточная граница проходит через Латвию, Юго-Восточную Литву (к югу от окрестностей Вильнюса) и, огибая с востока Беловежскую пущу, идет западнее Львова к югу на Днестр и далее через окрестности Черновцов и далее по Пруту спускается к Нижнедунайской низменности.

Типичная среднеевропейская флора обычно не идет на восток дальше Беловежской пущи и восточных предгорий Карпат, но отдельные элементы доходят до Валдайской возвышенности и даже до Свердловска, причем выклинивание этих элементов происходит довольно постепенно, что сильно затрудняет определение восточной границы провинции. В общем восточная граница более или менее соответствует общей восточной границе распространения таких растений, как тис (Tuxus baccata, одно из наиболее крупных в Европе насаждений около Коломыя в Прикарпатье), белая пихта (доходит до Беловежской пущи), бук (Fagus sylvatica), дуб (Quercus petraea), плющ (Hedera helix), звездовка (Astrantia major), европейский равноплодник (Isopyrum thalictroides), вербейник (Lysimachia nemorum), герань (Geranium phaeum), шалфей (Salvia glutinosa), скополия (Scopolia carniolica), лук (Allium vineale), ячменоволоснец (Hordelymus europaeus), осока (Carex distans) и др.

Эндемизм флоры этой провинции составляет 10—15%, а в горных районах — до 20%, причем имеется ряд монотипных эндемичных родов,

как крестоцветное Rhizobotrya (Южные Альпы), роды Hacquetia и Hladnikia из зонтичных, сложноцветное Berardia (только Альпы) и др.

Из центральноевропейских эндемичных видов, иногда проникающих в соседние провинции, отметим борец (Aconitum paniculatum), гвоздику (Dianthus alpinus, Альпы), рододендрон (Rhododendron hirsutum, Альпы), солданеллу (Soldanella carpatica, Западные Карпаты), шиповник (Rosa abietina), камнеломку (Saxifraga muscoides, Альпы), клевер (Trifolium saxatile), бутень (Chaerophyllum villarsii), борщевик (Heracleum carpaticum, Восточные Карпаты), сирень (Syringa josikaea, горы Трансильвании и Украинские Карпаты), валериану (Valeriana tripteris), колокольчики (Campanula zoysii, Альпы; C. carpatica, Карпаты), медуницу (Pulmonaria filarzkyana, Карпаты), эдельвейс (Leontopodium alpinum), нарциссы (Narcissus poeticus, Альпы; N. angustifolius, Альпы и Карпаты), кукушник (Gymnadenia albida), осоку (Carex carvula), вейник (Calamagrostis villosa).

Характерны хвойные: белая пихта, сосны (Pinus sylvestris, P. mugo и P. cembra), ель (Picea abies) и тис (Taxus baccata).

Из лиственных древесных пород характерны бук, дубы (Quercus petraea, Q. robur и Q. pubescens), ольха (Alnus viridis и A. glutinosa), березы (Betula pendula и B. pubescens), граб (Carpinus betulus), лещина (Corylus avellana), клены (Acer campestre, A. platanoides и A. pseudoplatanus), ясень (Fraxinus excelsior), вязы (Ulmus glabra, U. minor и U. laevis), липы (Tilia platyphyllos и T. cordata), крушина (Rhamnus catharticus), боярышник (Crataegus), слива (Prunus), груша (Pyrus), кизил (Cornus mas и Svida sanguinea), бузина (Sambucus racemosa) и жимолость (Lonicera nigra).

Центральноевропейская провинция подразделяется на несколько подпровинций — Податлантическую, Апеннинскую, Альпийскую, Карпатскую и др., которые многими авторами, в том числе Энглером и Дильсом, рассматриваются как самостоятельные провинции.

Иллирийская (Балканская) провинция охватывает Балканский п-ов, за исключением тех его частей, которые относятся к Центральноевропейской и Эвксинской провинциям и к Средиземноморской области.

Эта провинция обладает довольно высоким эндемизмом, причем здесь имеются даже два эндемичных рода из семейства геснериевых — Haberlea (Центральная Болгария и Родопский массив) и Jankaea (Фессалийский Олимп) и один вид того же семейства — Ramonda nathaliae (Южная Югославия и Северная Греция). Очень близкий вид — R. serbica — распространен в Албании, Южной Югославии, Северо-Западной Болгарии и Северо-Восточной Греции. Иллирийская провинция, особенно Албания, Северная Македония, Сербия и Родопский массив, очень богата эндемичными видами, многие из которых являются древними третичными реликтами с отдаленными географическими связями с восточноазиатскими и гималайскими видами. Наиболее интересны эндемичная ель Picea omorika (Центральная Югославия), близкая к гималайской P. spinulosa, сосны (Pinus heldreichii и P. peuce, последняя близка к гималайской P. griffithii), ревень (Rheum rhaponticum, Юго-Западная Болгария), конский каштан (Aesculus hippocastanum), маслинное Forsythia europaea (Северная Албания и прилегающие части Югославии), петров крест (Lathraea rhodopea, Родопский массив), очень близкий к японскому виду L. japonica, и другое непаразитное норичниковое Wulfenia baldaccii (Северная Албания), бурачниковое Solenanthus scardicus (Восточная Албания и Западная Македония), сложноцветное Amphoricarpus neumayeri (Албания, Македония, Черногория, Далмация и Герцеговина), лилейное Narthecium scardicum (Албания, Северная Македония, Черногорье), диоскорейное Dioscorea balcanica (Северная Албания, Южная Югославия) и др.

Среди реликтовых форм имеется также ряд видов, ареал которых выходит за пределы Иллирийской провинции. Сюда относятся платан (Platanus orientalis), острия (Ostrya carpinifolia), самшит (Buxus sempervirens), клекачка (Staphylea pinnata), виноград (Vitis vinifera), сибирка (Sibiraea altaiensis), хурма (Diospyros lotus), сирень (Syringa vulgaris) и др. В растительном покрове наиболее характерны леса. В нижней зоне преобладают листопадные дубовые леса (Quercus robur, Q. pubescens, Q. cerris, Q. trojana, Q. pedunculiflora, Q. frainetto). Выше расположен пояс горных лесов, частью буковых, частью хвойных (из пихты, ели и эндемичных сосен Pinus heldreichii и P. peuce). Выше лесной границы распространены заросли соснового стланика из Pinus mugo с участием некоторых видов мелких рододендронов или заросли верескового кустарника Bruckenthalia spiculifolia. Далее следуют высокогорные луга.

Эвксинская провинция. Территория этой провинции охватывает Добруджу, Странджу (турецкое название Истранджа) и прилегающие районы Черноморского побережья Балканского п-ова, Северную Анатолию и Западный Кавказ (Аджария, Абхазия и район Кутаиси). На севере граница провинции проходит несколько севернее Туапсе по водораздельному хребту, отходящему от Главного Кавказского хребта. Интересно, что небольшие островки (эксклавы)

эвксинской флоры встречаются на Каздаге (Мизия) и Мураддаге (Фригия).

Уже давно указывалось на то, что сходство флоры Восточной Болгарии и приморской части Европейской Турции с Колхидой значительно больше, чем с близлежащими частями Балканского п-ова, расположенными к западу от хр. Истранджи и р. Марицы. С другой стороны, с колхидской флорой тесно связана также флора Северной Анатолии — от Босфора до Лазистана. На этом основании В. П. Малеевым была установлена самостоятельная Эвксинская провинция, объединяющая все эти районы флоры колхидского типа, расположенные с трех сторон Черного моря, в древности называвшегося Эвксинским. Флора Эвксинской провинции, особенно лесная, в основном чисто реликтовая, сохранившаяся с третичного периода. Многие ее элементы родственны видам восточноазиатской и гималайской флоры, с одной стороны, и макаронезийской и европейской — с другой. В прошлом флора колхидского типа, но гораздо более богатая, покрывала значительные пространства на территории Европы и Западной Азии.

Во флоре Эвксинской провинции имеются лишь два монотипных эндемичных рода — зонтичное Chymsidia (Северная Колхида) и бурачниковое Megacaryon (Северная Анатолия), а также почти эндемичный монотипный род Pachyphragma (крестоцветное) и общий с Иллирийской провинцией эндемичный род Amphoricarpus (сложноцветное). Эндемичных видов много (более 200), причем в большинстве случаев это древние, реликтовые виды. Из наиболее интересных эндемичных видов эвксинской флоры отметим пихту Нордмана (Abies nordmanniana, Колхида и Северная Анатолия), представителей рода эпимедиум из семейства барбарисовых (Epimedium pubigerum, Восточная Болгария, Северная Анатолия и Аджария; E. pinnatum subsp. colchicum, Колхида и Лазистан), древний реликтовый дуб с листьями, очень похожими на листья каштана (Quercus pontica, Колхида и Лазистан), и другой реликтовый дуб (Q. hartwissiana, Колхида, бассейн р. Белой на Северном Кавказе, Северная Анатолия, Восточная Болгария и восток европейской части Турции), реликтовые примитивные березы (Betula medwedewii, Гурия, Аджария и Лазистан, B. megrelica, известковые хребты Мегрелии), лещины (Corylus colchica, Северная Колхида; C. pontica, Колхида и Лазистан), пион (Paeonia wittmanniana, Колхида и Северный Лазистан), зверобои (Hypericum bupleuroides, Колхида и Лазистан; H. xylosteifolium, Колхида и Лазистан), древовидные рододендроны (Rhododendron ungernii и R. smirnovii, Колхида и Лазистан), очень редкий реликтовый кустарник из вересковых Epigaea gaultherioides, первоцвет (Primula megaseifolia, Аджария и Лазистан), цикламен (Cyclamen adsharicum, Аджария и Лазистан), андрахне (Andrachne colchica, на известняках нижнего лесного пояса от южной части Аджарского района до Кутаиси), болотный орех (Trapa colchica, Колхида), клекачку (Staphylea colchica, Колхида), колхидский плющ (Hedera colchica, Колхида и Лазистан, на востоке в качестве реликта встречается в лесах Боржомского района), зонтичные (Astrantia pontica, Северная Колхида; Heraceum mantegazzianum, Колхида с иррадиациями; Seseli rupicola, Адлерский район и Абхазия к северу от Кодора), крушину (Rhamnus imeretinus, Колхида и Лазистан), османтус (Osmanthus decorus, Аджария и Лазистан), бурачниковое Trachystemon orientalis (Колхида, Северная Анатолия, Восточная Болгария и Фракия) и несколько видов бурачникового рода Omphalodes, норичниковое Rhamphicarpa medwedewii (Колхида) и очень оригинальную горечавку (Gentiana paradoxa, известняки Колхиды), ворсянковое Scabiosa olgae (небольшой район от Туапсе до Бзыби) и несколько других видов этого рода, колокольчики (Campanula mirabilis, известняки Колхиды, и C. lactiflora, Колхида и Лазистан), девясил (Inula magnifica, Колхида и Лазистан), лилию (Lilium ponticum, Аджария и Лазистан), иглицу (Ruscus colchicus, Колхида, Северная Анатолия и южная часть Истранджи), диоскорею (Dioscorea caucasica, Колхида), несколько видов осоки (Carex) и др.

Многие эндемичные виды, такие, как парадоксальная генциана (Gentiana paradoxa) и удивительный колокольчик (Campanula mirabilis), приурочены к известнякам. Некоторые колхидские элементы встречаются островками и далее на восток, например кавказская пихта (Abies nordmanniana) в Кабардино-Балкарской АССР. Господствующие растительные формации Эвксинской провинции — леса, главным образом дубовые, буковые и буково-каштановые, которые выше в горах сменяются пихтовыми. Характерно наличие вечнозеленого подлеска (Rhododendron ponticum, Laurocerasus officinalis), а также таких интересных листопадных кустарников, как черника (Vaccinium arctostaphylos — вид, очень близкий к V. padifolium на о. Мадейра). Из лиан наиболее характерны колхидский плющ и сассапариль (Smilax excelsa). Выше лесов расположены высокогорные луга, а вдоль морского побережья — низинные смешанные и ольховые леса и болота. Колхидская флора лучше всего сохранилась в Аджарии и Лазистане (наибольшая концентрация лесных реликтов) и наиболее обеднена на востоке Балканского полуострова.

Кавказская провинция охватывает горные системы Большого и Малого Кавказа, но без западных частей, относящихся к Эвксинской провинции, и без засушливых юго-западных, южных и юго-восточных частей, относящихся к Армено-Иранской провинции. Сюда входят также южная предгорная часть Кубанской низменности к югу от р. Кубань, бóльшая часть Ставропольской возвышенности, Терско-Сунженская возвышенность и весь Дагестан, а также Центральное Закавказье.

Рионская низменность, Апшеронский полуостров, Куринская и Ленкоранская низменности, долина Аракса и Талышские горы не относятся к территории Кавказской провинции.

Флора Кавказской провинции, особенно ее западной части, имеет много общего с флорой Эвксинской провинции, особенно Колхиды. Имеется целый ряд общих эндемиков, в том числе два общих эндемичных рода — зонтичное Agasyllis и первоцветное Sredinskya, кавказский рододендрон (Rhododendron caucasicum), древовидная черника (Vaccinium arctostaphylos), волчник (Daphne pontica), вороний глаз (Paris incompleta). В высокогорной флоре много общего с Пиренеями, Апеннинами, Альпами, Карпатами и Балканами (Иллирийская провинция). В Дагестане и в некоторых частях Малого Кавказа (особенно бассейн оз. Севан, Зангезур и Карабах) очень заметно выражено влияние армено-иранской и отчасти туранской флоры. Во флоре Кавказской провинции наиболее многочисленны сложноцветные, за которыми (в убывающем порядке) следуют злаки, бобовые, розоцветные, гвоздичные, крестоцветные, зонтичные и губоцветные. Имеется 5 эндемичных родов — крестоцветное Pseudovesicaria, зонтичное Symphyoloma, валериановое Pseudobetckea, бурачниковое Trigonocaryum и сложноцветное Cladochaeta.

Видовой эндемизм довольно высокий, особенно в высокогорьях центральной части Большого Кавказа (Балкария, Дигория) и в Дагестане. Из эндемичных видов укажем, например, березу Радде (Betula raddeana), мак (Papaver oreophilum), хохлатки (Corydalis pallidiflora и C. emanuelii), ясколки (Cerastium kasbek, C. argenteum и C. multiflorum), минуарцию (Minuartia inamoena), смолевку (Silena lacera), гипсолюбку (Gypsophila acutifolia), душистую гвоздику (Dianthus fragrans), крестоцветные (Sobolevskia caucasica, Draba bryoides, D. elisabethae, D. supranivalis, D. mollissima, D. ossetica), первоцвет (Primula bayernii), камнеломку (Saxifraga subverticillata), очиток (Sedum stevenianum), герань (Geranium renardii), остролодочник (Oxytropis owerinii), целый ряд видов рода Astragalus, горечавки (Gentiana grossheimii, G. lagodechiana и G. marcowiczii), веронику (Veronica caucasica), колокольчик (Campanula andina), василек (Centaurea amblyolepis), лилию (Lilium monadelphum), подснежник (Galanthus latifolius), птицемлечник (Ornithogalum magnum), безвременник (Colchicum laetum), асфодель (Asphodeline tenuior), гусиный лук (Gagea helenae), вейник (Calamagrostis caucasica). Некоторые из эндемичных кавказских видов иррадиируют, т. е. несколько выходят за границы провинции, заходя в пограничные части соседних провинций.

Растительный покров Кавказской провинции очень пестрый. Из лесных формаций наиболее низкое положение занимают низменные прибрежные (пойменные) и болотистые леса, за которыми следуют очень характерные для провинции горные лиственные леса. Наиболее характерны леса с господством бука и скального дуба (Quercus petraea). Верхний горный пояс и отчасти средний в западной половине Большого Кавказа заменен хвойными лесами. В центральной и восточной частях северного склона Большого Кавказа нижний горный пояс занят сейчас, как правило, лесостепью, представляющей чередование дубовых насаждений с луговыми степями. Предполагают, что раньше дубовые леса занимали здесь более обширные пространства. Выше буковых лесов располагается пояс субальпийских парковых лесов, образованных в основном кленом Траутфеттера (Acer trautvetteri) и восточным дубом (Quercus macranthera). Здесь развивается березовое криволесье, занимающее обычно более скалистые и крутые склоны. Выше располагаются альпийские луга. Степная растительность развита главным образом по невысоким хребтам в Восточном Предкавказье (Терский, Кабардино-Сунженский и др.).

Восточно-Европейская провинция. На западе в состав Восточно-Европейской провинции входят юго-восточная часть Прибалтики, Белорусская гряда, Полесье, Подольская возвышенность, южные предгорные равнины Карпат и Нижнедунайская низменность. На севере она ограничена зоной хвойных лесов Северо-Восточно-Европейской провинции (см. дальше), а на юге простирается до северного побережья Черного моря (за исключением Южного берега Крыма), северного и восточного побережий Азовского моря, долины Кубани, Ставропольской возвышенности, Волгограда и Уральска. На востоке ее граница приблизительно совпадает с восточной границей дубовых лесов и сопровождающего их «неморального комплекса», которые в районе Южного Урала переваливают хребет. В целом северная, восточная и юго-восточная границы провинции более или

менее соответствуют распространению летнего дуба (Quercus robur), платановидного клена (Acer platanoides), обыкновенного орешника (Corylus avellana), бересклета (Euonymus verrucosus), копытня (Asarum europaeum), песчаного астрагала (Astragalus arenarius), вики кашубской (Vicia cassubica), чины лесной (Lathyrus sylvestris), колокольчика персиколистного (Campanula persicifolia), ландыша (Convallaria majalis), осоки горной (Carex montana). Несмотря на обширность территории, родовой эндемизм во флоре Восточно-Европейской провинции не выражен, но в южных степных районах есть эндемичные или почти эндемичные секции и подсекции рода Centaurea (василек). Число эндемичных видов относительно небольшое. Из числа эндемичных видов укажем ветреницу (Anemone uralensis), мак (Papaver maeoticum), виды гвоздики (Dianthus eugeniae, D. krylovianus и D. volgicus), двурядник меловой (Diplotaxis cretacea), гулявник волжский (Sisymbrium wolgense), сирению Талиева (Syrenia talievii), грушу русскую (Pyrus rossica), виды копеечника (Hedysarum cretaceum и H. ucrainicum), журавельник Бекетова (Erodium beketowii), льнянки (Linaria cretacea и L. macroura), норичник меловой (Scrophularia cretacea).

В плейстоцене флора территории Русской равнины претерпела значительные изменения, связанные с оледенением. Более древняя флора сохранилась лишь на возвышенных местах, не подвергшихся оледенению. К числу таких реликтовых районов относятся Подольская возвышенность, Донецкий кряж, гранитные выходы в районе Жданов — Бердянск, правобережье Днепра, некоторые возвышенности в Курской, Воронежской, Харьковской и Тульской областях с выходами мела и известняков («горные боры»), приволжские возвышенности (в частности, Жигулевские горы и район Пензы) и Средний и Южный Урал.

В послеледниковое время территория Восточно-Европейской (Русской) равнины заселилась растениями из этих реликтовых районов, а также из реликтовых центров Центральноевропейской и Кавказской провинций.

В настоящее время растительный покров Восточно-Европейской провинции образован главным образом широколиственными и смешанными хвойно-широколиственными лесами (Сарматская подпровинция), а на юге — луговыми лесостепями и степями (Понтическая, или Южно-Русская, подпровинция). Смешанные хвойно-широколиственные леса занимают обширную площадь в западной части провинции (от юго-запада Ленинградской области на севере до Бреста и Брянска на юге), но лишь узкой полосой идут к востоку. Здесь преобладают еловые леса из Picea abies, но со значительной примесью широколиственных пород. Начиная с Карельского перешейка (севернее ст. Отрадное) начинает попадаться летний дуб (Quercus robur), северная граница которого идет далее к Ладожскому озеру (на островах которого он растет севернее Приозерска). По восточному берегу Ладожского озера, южнее устья Свири, граница летнего дуба через окрестности Тихвина пересекает Вологодскую (около Череповца) и Кировскую области, откуда проходит в Предуралье, в Пермскую и Свердловскую области. На южной оконечности Урала дуб переваливает невысокие здесь горы и уходит сравнительно далеко за пределы Восточно-Европейской провинции. Зона дубовых лесов простирается от юго-запада к северо-востоку, образуя два широких выступа к югу, в пределах Приволжской возвышенности и Предуралья. В этих лесах встречаются ясень (Fraxinus excelsior), клены, груша, вязы, липа (Tilia cordata), ольха (Alnus glutinosa) и др. Из кленов наиболее широко распространен платановидный, или остролистный, клен (Acer platanoides), который вслед за дубом заходит за Южным Уралом на Салаирский кряж (на севере он переходит на восточный склон Урала близ Уфы). Полевой клен (Acer campestre) также входит в состав дубовых лесов, но только северная граница его проходит значительно южнее, с широты Чернигова по направлению к Орлу, Туле, откуда в Тамбовскую и Саратовскую области, но берегов Волги он не достигает. Подобно полевому клену, распространен и татарский клен (Acer tataricum), восточная граница которого достигает г. Оренбурга. Обыкновенная груша (Pyrus communis) доходит на восток почти до Волги. Все эти породы в северной части своего распространения представляют примесь к еловым лесам и входят в состав смешанных лесов. Южнее они образуют подзону широколиственных лесов, в составе которой в западной части Белоруссии и в Приднестровье, кроме летнего дуба, встречается также скальный дуб. В Приднестровье, а также к западу от Белостока, между Бугом и Наревом, имеются дубово-грабовые леса. Во всех подзонах местами имеют значительное распространение сосновые леса. Интересно, что в Волынском Полесье, а также в Мозырском районе Белоруссии произрастает желтоцветный рододендрон из группы листопадных видов (Rhododendron luteum). На западе доходит до Югославии. Предполагают, что это третичный реликт, основной ареал которого в настоящее время находится в Западном Закавказье и Северной Анатолии. В южных частях Восточно-Европейской (Русской) равнины местами большие пространства занимает лесостепье, в котором участки лесной

растительности чередуются с луговыми или разнотравными степями. Преобладающей лесной породой лесных участков лесостепи здесь обычно является летний дуб, но в юго-восточной части это господство местами переходит к березе. Березовые рощи характерны для Кунгурского и Красноуфимского лесостепья, а также для лесостепья к югу от Белебея и местами в Заволжье. Из хвойных пород в лесах лесостепья встречается сосна, растущая главным образом на песках и супесях, а изредка также на меловых обнажениях и гранитных скалах (например, на Кокчетавской возвышенности). Кое-где она попадается на торфяниках. Южнее простирается зона степной растительности. Степи двух типов — ковыльно-разнотравные и ковыльно-типчаковые. В прошлом бо́льшая часть территории степей, особенно более северных районов, была покрыта широколиственными лесами и лесостепьем, о чем, в частности, свидетельствуют островные местонахождения отдельных древесных пород, как, например, граба.

Северо-Восточно-Европейская провинция простирается от Норвегии до Тиманского кряжа и Верхнекамской возвышенности. Она полностью заключена в зону хвойных лесов, или тайги, которая на востоке постепенно приближается по своему флористическому составу к западносибирской тайге. Эндемичных видов и даже подвидов в этой провинции немного, и флора здесь очень молодая по своему возрасту. Из эндемичных таксонов отметим василистник (Thalictrum minus subsp. kemense), верблюдку (Corispermum algidum), кастилею (Castilleja schrenkii). Главной лесообразующей породой является обыкновенная ель с двумя ее подвидами — Picea abies subsp. abies и P. abies subsp. obovata; причем вторая, в основном сибирская, раса становится более обычной в восточной части провинции. К ели часто примешивается обыкновенная сосна, которая нередко на песчаных местах образует чистые насаждения, занимающие иногда большие пространства. К ели и сосне постоянно примешиваются береза и осина. На востоке появляются сибирская пихта (Abies sibirica, восточнее р. Ваги) и сибирская лиственница (Larix sibirica, к востоку от Онежского озера). Им сопутствуют некоторые сибирские элементы, как ломонос (Clematis alpina subsp. sibirica), красный воронец (Actaea erythrocarpa), пион (Paeonia anomala) и др. В качестве подлеска в северо-восточноевропейской тайге обычны рябина, виды шиповника и др.

Западно-Сибирская провинция. На восток от Северо-Восточно-Европейской и Восточно-Европейской провинций простирается обширная Западно-Сибирская провинция, доходящая на востоке до Енисея. На севере она граничит с Арктической провинцией, а на юге — с полупустынями Казахстана. На юго-востоке граница западносибирской флоры доходит до Томска и проходит несколько восточнее Новосибирска, поднимаясь вверх по долине Оби приблизительно до Бийска, а затем поворачивает на юго-восток и далее на юг, доходя до 50° с. ш. к западу от Усть-Каменогорска. Самыми крупными семействами западносибирской флоры являются сложноцветные, бобовые, злаки, осоковые, розоцветные, гвоздичные, норичниковые, лютиковые, губоцветные.

Несмотря на обширность территории, видовой эндемизм здесь невысокий, а родовой эндемизм полностью отсутствует. Для Западно-Сибирской провинции характерно отсутствие дуба, ясеня, клена, орешника и многих других широколиственных древесных пород. Только липа сердцевидная (Tilia cordata) встречается в лесах Тобольского Севера, Нарыма и достигает на востоке Красноярска. Древовидные ольхи сменяются здесь кустарниковой ольхой (Alnus viridis subsp. fruticosa).

Бо́льшая часть Западно-Сибирской провинции занята темнохвойной тайгой. Лесообразующей породой является здесь обычно сибирская ель (Picea abies subsp. obovata), вместе с которой растут сибирская пихта и сибирская кедровая сосна (Pinus sibirica). Сибирская лиственница и сосна, особенно на песчаной почве, также играют большую роль в составе западносибирских лесов. Из лиственных пород в этих лесах обычны березы и осина. На севере тайга переходит в предтундровые редколесья и лесотундру, а на юге — в лесостепи и степь. Интересно, что флора лесостепи носит смешанный, европейско-сибирский характер. Так, в Барабинской лесостепи более 75% видов общих с Уфимской и Саратовской лесостепью. В прошлом, однако, здесь, несомненно, преобладал сибирский элемент. Но и теперь, вследствие более суровых зим, основной древесной породой западносибирской лесостепи является не дуб, как обычно в европейской лесостепи, а береза, встречающаяся здесь небольшими изолированными рощицами, разбросанными среди безлесных участков. Самую южную окраину Западно-Сибирской низменности занимают степи, отличающиеся от европейских степей большей сухостью и менее продолжительным вегетационным периодом. Различают две подзоны — северную, или подзону ковыльно-разнотравных черноземных степей, и южную, или подзону ковыльно-типчаковых каштановых степей.

Алтае-Саянская провинция охватывает Салаирский кряж и Кузнецкий Алатау, Горный Алтай с частью Северо-Западной Монголии, Горную Шорию, Минусинскую котловину, Западный и Восточный Саян, хребет Хамар-Да-

бан, горные склоны, окружающие южную часть оз. Байкал южнее устья р. Баргузин и междуречье Селенга — Чикой.

Во флоре провинции один эндемичный род Microstigma и более 120 эндемичных видов, особенно в родах остролодочник (Oxytropis) и астрагал (Astragalus). Из наиболее интересных эндемиков отметим каллиантемум (Callianthemum sajanense), весенник (Eranthis sibirica), водосбор (Aquilegia borodinii), живокости (Delphinium mirabile и D. inconspicuum), акониты (Aconitum krylovii и A. altaicum), ветреницу байкальскую (Anemone baicalensis), лютик (Ranunculus sajanensis), травянистое барбарисовое Gymnospermium altaicum, березу (Betula kelleriana), звездчатки (Stellaria martjanovii, S. imbricata и S. irrigua), смолевку (Silene turgida), крестоцветные (Aphragmus involucratus, Erysimum inense), молочаи (Euphorbia alpina, E. altaica и E. tshuiensis), толстянковые (Rhodiola algida и Sedum populifolium), селезеночник (Chrysosplenium filipes), карагану (Caragana altaica), горошек (Vicia lilacina), чины (Lathyrus frolovii и L. krylovii), лен (Linum violascens), норичник (Scrophularia altaica), схизонепету (Schizonepeta annua), валериану (Valeriana petrophila) и некоторые другие виды этого рода, сложноцветные (Brachanthemum baranovii, Echinops humilis, Saussurea serratuloides, S. sajanensis), лук (Allium pumilum), осоку (Carex tatjanae).

Растительный покров характеризуется отчетливо выраженной вертикальной зональностью. Господствующими формациями являются лиственничные леса из сибирской лиственницы (Larix sibirica) и пихтовые леса из Abies sibirica, которые высоко в горах сменяются альпийскими лугами. Пихтовые леса распространены в среднегорном поясе Алтая, Кузнецкого Алатау, Салаира, Хамар-Дабана, а в менее типичном виде в Западном Саяне.

В составе травяного покрова пихтовых (и вообще черневых) лесов наряду с обычными таежными видами присутствует ряд т. н. «неморальных» видов, т. е. видов, обычно являющихся спутниками широколиственных лесов Европейской части СССР или Дальнего Востока. К таким растениям относятся из папоротников щитовник мужской (Dryopteris filix-mas), из цветковых растений копытень европейский (Asarum europaeum), зонтичное Osmorhiza aristata (основной ареал на Дальнем Востоке), подлесник (Sanicula europaea), кипрей горный (Epilobium montanum), двулепестник парижский (Circaea lutetiana), ясменник (Asperula adorata), колокольчик (Campanula trachelium), овсяница гигантская (Festuca gigantea). Наиболее богаты такими реликтами черневые леса Кузнецкого Алатау.

Часто наблюдается значительная примесь к пихте осины. Нередко присутствует сибирская кедровая сосна, реже ель и береза. В некоторых местах Кузнецкого Алатау, в истоках р. Томь, в составе темнохвойных лесов встречается липа, которая на небольшой площади образует почти чистое насаждение (Кузедеевский «липовый остров»). Для низкогорных и предгорных районов характерны парковые светлые леса из сибирской лиственницы с богатым травяным покровом. В подлеске наряду с другими кустарниками встречается даурский рододендрон (Rhododendron dauricum). Местами довольно типичны сосновые леса из Pinus sylvestris.

В предгорьях и межгорных котловинах характерны островные степи, площадь которых увеличивается к югу. В степях, помимо злаков и разнотравья, во многих местах видную роль играют кустарнички, в том числе карагана и бобовник (Prunus tenella). В горах произрастает эдельвейс (Leontopodium ochroleucum).

Среднесибирская провинция. Эта провинция охватывает обширную часть Северной Сибири, от нижнего и среднего течения Енисея, междуречья верхнего течения Ангары и Лены и устья Баргузина (впадает в оз. Байкал) до Верхоянского хребта и правобережья среднего течения Алдана.

В то время как в Западной Сибири преобладают древесные породы алтайского центра послеледникового расселения, т. е. ель, сибирская пихта, сибирская кедровая сосна и сибирская лиственница, в Среднесибирской провинции заметно участие древесных пород забайкальского и отчасти маньчжурского центров, в том числе даурской лиственницы Larix gmelinii (L. dahurica), представляющей собой основную лесообразующую породу.

Во флористическом отношении границы провинции очень смазаны. Для нее, особенно для западной ее части, характерно, что по ее территории проходит множество границ западных видов. Так, например, по Енисею проходит восточная граница Corydalis halleri, по Бирюсе — восточная граница Lathyrus vernus, по Ангаре — восточная граница смолевки Silene otites и т. д.

Во флоре Среднесибирской провинции нет эндемичных родов, а число эндемичных видов и подвидов невелико.

По Л. В. Шумиловой (1962), для Средней Сибири характерно почти меридиональное простирание горизонтальных зон к северу от 60-й параллели: от темнохвойной тайги близ Енисея к лиственничным лесам восточнее и предтундровым редколесьям на Енисейско-Ленском водоразделе, а также наиболее полное для всего материка Евразии развитие зоны сосновых лесов на юге.

В Средней Сибири наряду с северными редкостойными чистыми лиственничными лесами, иногда с примесью березы (Betula platyphylla), характерны распространенные южнее редкостойные заболоченные лиственничные леса с участием сибирской ели и обыкновенной сосны (Pinus sylvestris). В долинах рек встречаются небольшие насаждения сибирской ели. Далее на юг, примерно до 65° с. ш., тянется зона лиственничных лесов с примесью всех предыдущих пород и, кроме того, сибирской кедровой сосны и сибирской пихты. Еще далее к югу, примерно до 60° с. ш., идет зона темнохвойно-лиственничных лесов. Наряду с господствующей здесь даурской лиственницей характерны ель и часто кедровая сосна, а также пихта, которая образует даже чистые насаждения, тянущиеся на десятки километров вдоль рек.

На склонах водораздельных возвышенностей, покрытых кедрово-елово-лиственничной тайгой, хорошо развит подлесок из ив, кустарниковой ольхи, шиповника иглистого (Rosa acicularis), сибирской рябины (Sorbus aucuparia subsp. sibirica). В травяном покрове характерен борщевик. В этой зоне имеются также елово-пихтовые леса, для которых характерна линнея северная (Linnaea borealis, семейство жимолостных). Еще южнее, преимущественно в бассейне Ангары, а также в верховьях Нижней и Подкаменной Тунгусок и в верховьях Лены до Байкальского хребта, распространены сосновые леса, часто с подлеском из даурского рододендрона. В бассейне верхнего течения Лены широко распространены елово-лиственничные леса. В южной части зоны к ним присоединяются участки лесостепей. К югу распространены лиственнично-сосновые леса, но лиственница в юго-западной части провинции сибирская. Лиственничные леса в восточной части, особенно на песках, имеют примесь сосны с подлеском из сибирской рябины, ивы, кустарников ольхи и с богатым травяным покровом.

Имеются степные и лугово-степные участки, приуроченные к поймам и террасам, водоразделам и озерным котловинам. Здесь доминирующую роль играют типичные степняки — типчак, полыни, ковыль, тонконог и др.

Забайкальская провинция занимает территорию, простирающуюся на восток и юго-восток от Патомского и Северо-Байкальского нагорий и включающую северную часть Прибайкалья и бóльшую часть Забайкалья, а также часть Северо-Восточной Монголии. Имеется один близкий к роду Parrya монотипный эндемичный род Borodinia из семейства крестоцветных, встречающийся в южной части Байкальского хребта и почти на той же широте на Баргузинском хребте, а также на хребте Кодар. Несмотря на обширность территории, эндемичных видов и подвидов немного. Из эндемичных видов отметим борца (Aconitum montibaicalensis), крупку (Draba baicalensis), камнеломку (Saxifraga algisii), лапчатку (Potentilla adenotricha), астрагала (Astragalus trigonocarpus), остролодочника (Oxytropis heterotricha), мертензию (Mertensia serrulata, бурачниковое).

Господствующая растительность Забайкальской провинции представлена горными лиственничными лесами, причем лиственница представлена почти всюду здесь Larix gmelinii, за исключением юго-западной части провинции, где произрастает Larix sibirica. На склонах долин к даурской лиственнице изредка примешиваются сибирская сосна и пихта сибирская. На более сухих южных склонах встречаются сосновые боры из обыкновенной сосны. Выше границы леса располагается пояс кедрового стланика, тощей березы (Betula nana subsp. exilis), березки (Betula divaricata) и кустарниковой ольхи. Еще выше начинается горная тундра.

Для Забайкальской провинции, особенно южных ее частей, характерны острова луговостепной, степной и лесостепной растительности, приуроченные к межгорным котловинам. Самая северная — Баргузинская степь. Наряду со степями, в которых господствуют такие виды злаков, как леймус (Leymus chinensis), житняк, типчак, ковыль, тонконог и др., и злаковыми степями с участием видов караганы (Caragana, семейство бобовых) характерны так называемые разнотравные степи, в которых преобладают двудольные растения. В разнотравных степях часто встречается красивое лилейное растение Hemerocallis minor, которое иногда даже господствует, и в таких случаях разнотравная степь переходит в так называемую желтолилейную степь.

На флору луговых степей, степей и лесостепей заметное влияние оказывает восточноазиатская флора, причем это влияние возрастает по направлению к востоку.

Алдано-Зейская провинция охватывает бассейн Алдана и бóльшую часть бассейнов Зеи, Селемджи и Буреи. Флора этой провинции значительно беднее, чем Забайкальской, а растительность менее разнообразна. Основу растительного покрова составляют различные лиственничные леса, образованные даурской лиственницей. Помимо лиственничных лесов, характерны сосново-лиственничные и сосновые леса из сосны обыкновенной. В горном Юдомо-Майском районе довольно часто встречаются белоберезники. Встречаются долинные леса из ели сибирской, а местами, у верхней границы леса в Юдомо-Майском районе, в верховьях Зеи, на Становом хребте, появляются леса из ели

аянской (Picea jezoensis). У верхней границы леса встречаются также рощи каменной березы (Betula ermanii). Широко распространены различные болота, заросли кустарниковой или ерниковой березки (Betula fruticosa) и сырые злаковые луга с вейником Лангсдорфа (Calamagrostis langsdorfii). Местами заметную роль играют группировки кедрового стланика и горные тундры.

Северо-Восточно-Сибирская провинция занимает обширное пространство Северо-Восточной Сибири, от западных и юго-западных предгорий Верхоянского хребта до Охотского и Берингова морей, за исключением Камчатки и областей, относящихся к Арктической провинции.

Имеется эндемичный монотипный род Gorodkovia из семейства крестоцветных и много эндемичных видов и подвидов, из которых отметим хохлатку Городкова (Corydalis gorodkovii), проломник Городкова (Androsace gorodkovii), камнеломку анадырскую (Saxifraga anadyrensis), виды лапчатки (Potentilla anadyrensis и P. tollii), овсец (Helictotrichon krylovii), мятлик (Poa lanatiflora).

На побережье Охотского моря (п-ов Пьягина и южнее) встречается значительное число охотско-камчатских элементов. Единственными представителями семейства сосновых в Северо-Восточно-Сибирской провинции являются кедровый стланик (Pinus sibirica subsp. pumila) и лиственница Каяндера (Larix gmelinii subsp. cajanderi). На большей части территории провинции господствуют редкостойные и невысокие (до 10—15 *м* высоты) лиственничные леса, верхняя граница которых обычно лежит на высоте всего 600—700 *м* над уровнем моря, а в северных горных районах даже на высоте 200—400 *м*, и лишь в менее холодных, южных областях они изредка достигают 1100—1400 *м*.

В подлеске лиственничных лесов часто произрастают низкорослые березки (Betula rotundifolia, B. divaricata и B. fruticosa), виды ивовых, кустарниковая ольха, карликовый можжевельник (Juniperus communis subsp. nana) и рододендроны (Rhododendron parvifolium и R. adamsii). От редкостойных лесов каменистых горных склонов отличаются долинные леса, состоящие преимущественно из душистого тополя (Populus suaveolens) и ивы чозении (Chosenia arbutifolia). Выше лесной зоны характерны густые заросли кедрового стланика или кустарниковой ольхи, постепенно переходящие в горную тундру, среди которой встречаются отдельные участки осоково-злаковых альпийских лугов.

Охотско-Камчатская провинция включает Камчатку (без лесотундровых районов), о. Карагинский, южную часть западного побережья Охотского моря и Татарского пролива на юг приблизительно до бухты Советская Гавань, низовья Амура, весь бассейн Амгуни, Северный Сахалин на юг примерно до 51°30′ с. ш., Курилы к северу от «линии Миябе», проходящей между островами Итуруп и Уруп, Командорские о-ва и западные и средние Алеутские о-ва приблизительно до 165° з. д. на востоке.

Наиболее характерными древесными породами этой провинции является пихта изящная (Abies gracilis, камчатский эндемик), пихта почкочешуйчатая (Abies nephrolepis, распространена только на материковой части провинции, где заходит на севере до южного побережья Охотского моря, а на западе до бассейна Зеи; распространена также в Приморье, Северо-Восточном Китае и в северной части п-ова Корея), аянская ель, княжик (Clematis ochotensis, небольшая лиана из семейства лютиковых), каменная береза, кустарниковая береза, ольха камчатская (Alnus kamtschatica), осина Давида (Populus tremula subsp. davidiiana), тополь душистый, ива чозения.

Флора нижнего Амура имеет много маньчжурских элементов, т. е. представителей восточноазиатской флоры, о которой речь пойдет дальше. К северу влияние маньчжурской флоры постепенно угасает. На севере флора Охотии содержит много общих элементов с Камчаткой и Якутией.

С другой стороны, флора Камчатки и особенно Командорских о-вов богата берингийско-североамериканскими элементами. Имеется один монотипный эндемичный род Redowskia (крестоцветное) и довольно много эндемичных видов, в том числе изящная пихта, камчатская ель (Picea kamtschatkensis), охотская живокость (Delphinium ochotense), виды аконита (Aconitum ajanense, A. ochotense), хохлатка Редовского (Corydalis redowskii), звездчатка (Stellaria peduncularis), песчанки (Arenaria redowskii, Lychnis ajanensis), камчатская рябина (Sorbus kamtschatcensis), остролодочник (Oxytropis ajanensis, O. tilingii), камчатская бузина (Sambucus kamtschatica).

Канадская провинция включает бо́льшую часть Аляски и Канады (в том числе бо́льшую часть Лабрадора) за исключением тундры.

Общий характер растительного мира Канадской провинции очень напоминает восточносибирскую тайгу, но леса отличаются здесь бо́льшим богатством лиственных пород. Наиболее распространенными породами являются виды ели (Picea mariana и P. glauca, последняя очень близка к обыкновенной ели P. abies), лиственница тамарак (Larix laricina), близкая к Larix gmelinii, осина (Populus tremuloides), близкая к P. tremula, береза (Betula papyrifera), близкая к евросибирской B. pubescens. В юго-восточной части провинции встречаются аме-

риканская туя (Thuja occidentalis), канадская цуга (Tsuga canadensis), белая сосна (Pinus strobus) и красная сосна (Pinus resinosa), что связано с влиянием на флору Канадской провинции флоры Атлантическо-Северо-Американской области.

Характерными кустарниками Канадской провинции являются можжевельники (Juniperus communis и J. horizontalis), виды рода Ribes (смородина и крыжовник), кустарниковая лапчатка (Potentilla fruticosa — вид, распространенный также в Европе, Сибири и Восточной Азии), крушина (Rhamnus alnifolius), шеффердия (Shepherdia canadensis) из семейства лоховых, кизил (Cornus stolonifera), близкий к евразиатскому C. alba, и ряд представителей семейства жимолостных.

В травяном покрове много видов, общих с евросибирскими или близких к ним.

2. Восточно-Азиатская (Японо-Китайская область. В эту область входят Восточные Гималаи к востоку от Западного Непала, Верхний Ассам, Северная горная Бирма, Северный горный Тонкин (ДРВ), континентальный Китай за исключением тропических частей, Тайвань, п-ов Корея, Рюкю, Каюсю, Сикоку, Хонсю, Хоккайдо, Бонин и Волкано, южные острова Курильской гряды к югу от так называемой «линии Миябе», Южный и Центральный Сахалин к югу от 51°30′ с. ш., Приморье и значительная часть бассейна Амура, а также юго-восточная часть Забайкалья и участки на северо-востоке и востоке Монголии.

Флора Восточно-Азиатской области чрезвычайно богата и своеобразна и насчитывает около 20 эндемичных семейств и более 300 эндемичных родов, не говоря об очень большом числе эндемичных видов.

Из эндемичных семейств Восточно-Азиатской области отметим только древнее голосеменное семейство гинкговых (Ginkgoaceae), хвойные семейства головчатотисовых (Cephalotaxaceae) и сциадопитисовых (Sciadopityaceae), довольно примитивные цветковые семейства троходендровые (Trochodendraceae), тетрацентровые (Tetracentraceae) и церцидифилловые (Cercidiphyllaceae) и семейства цирцеастровые (Circaeasteraceae), эвкомиевые (Eucommiaceae) и давидиевые (Davidiaceae). Из эндемичных родов можно упомянуть хвойные Amentotaxus, Pseudotaxus, Keteleeria, Pseudolarix, Cathaya, Metasequoia, Cryptomeria и Microbiota, акебию (Akebia) из семейства лардизабаловых, роды Kingdonia и Megaleranthis (Корейский п-ов) из лютиковых, роды Hylomecon, Eomecon и Macleaya из маковых, роды Disanthus, Loropetalum, Corylopsis, Fortunearia и Sinowilsonia из семейства гамамелидовых, род Pteroceltis из семейства ильмовых, род Idesia из семейства флакуртиевых, роды Bolbostemma и Schizopeppon из семейства тыквенных, род Clematoclethra из семейства актинидиевых, род Bryanthus из вересковых, род Schizocodon из Diapensiaceae, роды Stephanandra, Rhodotypos, Kerria, Chaenomeles, Rhaphiolepis, Prinsepia, Dichotomanthes из семейства розоцветных, род Kirengeshoma из гортензиевых, род Tanakea из камнеломковых, род Maakia из бобовых, роды бархат (Phellodendron), понцирус (Poncirus) и псилопеганум (Psilopeganum) из рутовых, род Tapiscia из стафилейных, род Dipteronia из кленовых, роды Fatsia, Tetrapanax, Diplopanax, Evodiopanax и Kalopanax из аралиевых, род Hovenia из крушинных, роды Dipelta и Kolkwitzia из жимолостных, род Oreocharis из геснериевых, род Paulownia из бигнониевых, роды Ombrocharis, Paralamium и Perillula из губоцветных, роды Popoviocodonia, Platycodon и Hanabusaya из колокольчиковых, роды Callistephus, Parasenecio и Symphyllocarpus из сложноцветных, роды Chionographis, Metanarthecium, Heloniopsis, Tricyrtis, Cardiocrinum, Hosta, Reineckea, Nomocharis, Milula, Rohdea, Liriope, Aspidistra и Lycoris из лилейных, бамбучок (Sasa), бамбук филлостахис (Phyllostachys) и роды Oreocalamus, Shibataea, Phaenosperma и Chikusichloa из злаков, пальму Trachycarpus, ароидное Pinellia и др. В этот список мы не включаем роды монотипных семейств, упомянутых выше.

Флора Восточно-Азиатской области представляет исключительный интерес как с точки зрения истории развития умеренных флор северного полушария, так и для решения многих вопросов эволюции и систематики цветковых растений. Эта область является одновременно одним из главных центров развития высших растений, особенно голосеменных и цветковых, и одним из центров сохранения древних форм, своеобразным убежищем живых ископаемых, таких, как Ginkgo biloba. Многие роды и даже семейства, которые хорошо разграничены во флоре Циркумбореальной области, здесь связаны переходами и часто сливаются.

Восточно-Азиатская область — один из центров происхождения культурных растений и неисчерпаемый источник декоративных садово-парковых растений.

Область подразделяется на ряд провинций, из которых особый интерес представляют для нас две северные провинции — Маньчжурская и Хоккайдо-Сахалинская.

Маньчжурская (Амурская) провинция охватывает юго-восточную часть Сибири по течению Амура, Приморье (система хребтов Сихотэ-Алиня и расположенный к западу от нее район оз. Ханка, простирающийся на юг до Амурского залива), северную часть п-ова Корея,

бассейн среднего и верхнего течения Ялунцзяна в северо-восточной части Китая, юго-восточную часть Онон-Аргунской степи в Забайкалье и участки в Северо-Восточной Монголии (в бассейне Улдзы и Онона) и на крайнем востоке Монголии в предгорьях Хингана. В Китае западная граница огибает с запада Большой Хинган, проходит к востоку от Шэньяна (Мукдена), далее идет дугообразно в юго-восточном направлении, пересекает Ялунцзян между 40° и 41° с.ш. и образует язык, вдающийся в северную часть п-ова Корея, приблизительно до широты Пхеньяна. Отсюда граница поворачивает на север, доходит до 40° с. ш. и, проходя по хр. Пучжоллен, доходит до Японского моря несколько севернее мыса Орандан. На территории Советского Союза граница Маньчжурской провинции проходит приблизительно по линии переплетения границ таких восточноазиатских (в том числе маньчжурских) видов, как Pinus koraiensis, Schisandra chinensis, Corylus heterophylla, Juglans mandshurica, Actinidia kolomikta, Phellodendron amurense, Acanthopanax senticosus, Vitis amurensis, Fraxinus mandshurica.

Богатая древесная флора Маньчжурской провинции состоит целиком из листопадных форм. Единственное вечнозеленое цветковое растение — обыкновенная брусника (Vaccinium vitis-idaea). Эндемизм этой провинции довольно высокий, в частности по среднему Амуру, на отрогах Буреинского нагорья и Малого Хингана и вдоль побережья северной части Японского моря (от Ольги до Адими). Он включает два эндемичных рода — Microbiota из семейства кипарисовых (горы Сихотэ-Алиня) и Omphalothrix из семейства норичниковых (на западе доходит до Ордоса) и много эндемичных или почти эндемичных видов, из числа которых отметим пихту цельнолистную (Abies holophylla), ель корейскую (Picea koraiensis), лиственницу ольгинскую (Larix olgensis, на юге доходит до Корейского п-ова), хвойник односеменной (Ephedra monosperma), кирказон маньчжурский (Aristolochia manshuriensis), из лютиковых весенник звездчатый (Eranthis stellata), лептопирум дымянковидный (Leptopyrum fumarioides), виды изопирума (Isopyrum manshuricum и I. raddeanum), клопогон борщевиколистный (Cimicifuga heracleifolia), живокость Маака (Delphinium maackianum), виды борца (Aconitum albo-violaceum, A. crassifolium, A. kirinense, A. coreanum, A. desoulavyi, A. raddeanum, A. sichotense и др.), ветреницу коротконожчатую (Anemone brevipedunculata), прострел амурский (Pulsatilla amurensis), виды ломоноса (Clematis manschurica, C. serratifolia и C. hexapetala, последний на западе доходит до Юго-Восточного Забайкалья), виды лютика (Ranunculus amurensis и R. ussuriensis) и виды василистника (Thalictrum filamentosum и T. tuberiferum), барбарисовые (Gymnospermium microrrhynchum и Jeffersonia dubia), из маковых чистотел весенний (Hylomecon vernalis), из дымянковых адлумию азиатскую (Adlumia asiatica) и виды хохлатки (Corydalis buschii, C. fumariifolia, C. raddeana и C. repens), ильм крупноплодный (Ulmus macrocarpa, на западе до Юго-Восточного Забайкалья), дуб монгольский (Quercus mongolica, на западе доходит до Прихинганского района Юго-Восточного Забайкалья, а на востоке до Сахалина), лещину разнолистную (Corylus heterophylla, на западе доходит до Юго-Восточного Забайкалья и Северо-Восточной Монголии), березу ребристую (Betula costata), березу овальнолистную (B. ovalifolia), березу Шмидта (B. schmidtii), ольху маньчжурскую (Alnus manshurica), орех маньчжурский (Juglans mandshurica), смолевку (Silene olgae), пион молочноцветковый (Paeonia lactiflora, на западе доходит до Юго-Восточного Забайкалья), фиалки (Viola amurica и V. mandschurica), иву Максимовича (Salix maximowiczii) и иву кангинскую (S. kangensis), актинидию Жиральда (Actinidia giraldii), рододендрон сихотинский (Rhododendron sichotense), липу маньчжурскую (Tilia mandshurica), липу амурскую (T. amurensis), из молочайных секуринегу (Securinega suffruticosa, на западе доходит до Юго-Восточного Забайкалья), филлантус (Phyllanthus ussuriensis), молочай ханкайский (Euphorbia chankoana), молочай Комарова (E. komaroviana), молочай рощевый (E. lucorum), молочай маньчжурский (E. mandshurica) и молочай Савари (E. savaryi), пузыреплодник амурский (Physocarpus amurensis), виды таволги (Spiraea elegans, на западе доходит до Юго-Восточного Забайкалья; S. pubescens, на западе доходит до Южной Даурии и Прихинганья), рябину Шнейдера (Sorbus schneideriana), рябину амурскую (S. amurensis), боярышник перистонадрезанный (Crataegus pinnati fida), шиповник Максимовича (Rosa maximowicziana), лапчатку маньчжурскую (Potentilla mandshurica), черемуху Маака (Padus maackii), принсепию китайскую (Prinsepia sinensis), абрикос маньчжурский (Prunus manshurica), чубушник тонколистный (Philadephus tenuifolius), дейцию амурскую (Deutzia amurensis), дейцию гладкую (D. glabrata), смородину маньчжурскую (Ribes mandshuricum), смородину Комарова (R. komarovii), очиток (Sedum sichotense), карагану уссурийскую (Caragana ussuriensis), карагану кустарниковую (C. fruticosa), астрагал (Astragalus marinus), остролодочник (Oxytropis mandshurica), клен ложно-Зибольдов (A. pseudosieboldianum), клен зеленокорый (A. tegmentosum), клен Комарова (A. komarovii), клен маньчжурский (A. mand-

shuricum), клен бородатый (A. barbinerve), лен амурский (Linum amurense), герань Максимовича (Geranium maximowiczii), заманиху высокую (Oplopanax elatus), акантопанакс (Acanthopanax sessiliflorus), борщевик (Heracleum voroschilovii), бересклет малоцветковый (Euonymus pauciflorus), бересклет Максимовича (E. maximowiczianus) и бересклет Маака (E. maackii, на западе доходит до крайнего востока Даурии), крушину уссурийскую (Rhamnus ussuriensis), крушину диамантскую (R. diamantiacus), виноград амурский (Vitis amurensis), ясень носолистный (Fraxinus rhynchophylla), сирень амурскую (Syringa amurensis), тимьян Комарова (Thymus komarovii), бузину корейскую (Sambucus coreana), абелию корейскую (Abelia coreana), жимолость Максимовича (Lonicera maximowiczii), жимолость Рупрехта (L. ruprechtiana), вейгелу приятную (Weigela suavis), скабиозу шерстистолистную (Scabiosa lachnophylla, на западе доходит до Юго-Восточного Забайкалья), гетеропаппус (Heteropappus villosus), полынь (Artemisia pannosa), недоспелку Комарова (Cacalia komaroviana), бузульник (Ligularia sichotensis), чемерицу уссурийскую (Veratrum ussuriense), лилию двурядную (Lilium distichum), лилию поникающую (L. cernuum), рябчик уссурийский (Fritillaria ussuriensis), купену остролистную (Polygonatum acuminatifolium).

Наиболее характерными растительными формациями Маньчжурской провинции являются широколиственные и хвойно-широколиственные леса, чем растительность этой провинции резко отличается от соседних областей Сибири. На Дальнем Востоке СССР преобладают кедрово-широколиственные леса, сочетающиеся в северных районах и горах с елово-широколиственными, а в Южном Приморье — с чернопихтово-широколиственными лесами. Из хвойных пород наиболее обычны даурская лиственница, аянская и корейская ели, пихта почкочешуйная и пихта цельнолистная.

Широколиственные леса представлены в основном дубовыми (дуб монгольский — Quercus mongolica), а в долинах горных рек ильмово-ясеневыми лесами. Из широколиственных пород, входящих в состав лесов, кроме монгольского дуба (который, несмотря на свое название, в Монголии не встречается), отметим также ясень маньчжурский (Fraxinus mandshurica), граб сердцелистный (Carpinus cordata), орех маньчжурский, грушу уссурийскую (Pyrus ussuriensis), различные виды клена, особенно клен моно (Acer mono), клен гиннала (A. ginnala), клен желтый (A. ukurunduense), клен ложно-Зибольдов, клен зеленокорый, клен маньчжурский, чубушник тонколистный, из семейства аралиевых заманиху высокую, акантопанакс колючий (Acanthopanax senticosus), калопанакс семилопастный (Kalopanax septemlobus) и аралию высокую (Aralia elata), а также такие породы, как маакия (Maackia amurensis), дейция амурская и др.

Наряду с лесной растительностью видную роль в сложении растительного покрова Маньчжурской провинции играют лесостепи и различные степные группировки и лугостепи. Они характерны для юго-восточной части Забайкалья (Ононская и Цугольская степи и бассейны рек Турчи, Борзи и Урулюнгуй и от Верхней Борзи до села Аргунска), северо-восточной оконечности Монголии (Ульдзинский округ) и значительных пространств в Северо-Восточном Китае. Два небольших изолированных участка встречаются в пределах советского Дальнего Востока — на Приханкайской равнине (бассейн оз. Ханка и средняя часть бассейна р. Суйфуна) и на Зее-Буреинской равнине. Характерна различного типа степная растительность, особенно степи с участием или преобладанием сложноцветного растения пижмы сибирской (Tanacetum sibiricum). Очень характерны также такие степные виды, как ломонос (Clematis hexapetala), песчанка (Arenaria juncea), гречиха (Polygonum alopecuroides), пион (Paeonia lactiflora), молочай (Euphorbia pallassii), бобовые растения из рода леспедеца (Lespedeza juncea и L. davurica), астрагал (Astragalus dahuricus), зонтичное ледебуриелла (Ledebouriella divaricata), скабиоза (Scabiosa comosa), вероники (Veronica linariifolia и V. davurica), шлемник (Scutellaria baicalensis), лилейное Hemerocallis minor, лук (Allium senescens), ирис (Iris dichotoma) и злаки (Spodiopogon sibiricum, Arundinella hirta, Cleistogenes chinensis).

Для Даурии[1], кроме пижмовой степи, характерны лиственничные леса из Larix gmelinii, а изредка встречаются также березовые леса из Betula platyphylla и сосновые. Повсюду, особенно по крутым каменистым склонам, распространены заросли степных кустарников — ильма (Ulmus macrocarpa), дикого абрикоса (Prunus sibirica), виды таволги (Spiraea aquilegifolia, S. pubescens, S. media), виды шиповника, смородины и др.

На крайнем юго-востоке, от Верхней Борзи до села Аргунска, увеличивается роль в растительном покрове черноберезовых лесов и пионовых степей. В лесостепи обычны такие деревья и кустарники, свойственные окружающим лесам, как монгольский дуб, лещина разноли-

[1] Под Даурией в ботанико-географической литературе понимается лесостепная и степная территории Юго-Восточного Забайкалья и Северо-Восточной Монголии.

стная, даурская береза (Betula davurica), вишня (Prunus glandulosa), секуринега леспедеца (Lespedeza bicolor), бересклет Маака, крушина (Rhamnus ussuriensis), жимолость (Lonicera chrysantha) и др.

В западной части провинции на флору лесостепей и особенно степей сильное влияние оказывают соседние флористические провинции Циркумбореальной области и Монгольская провинция Ирано-Туранской области, но по направлению к востоку флора провинции становится более типично восточноазиатской. Некоторые ботаники выделяют лесостепные и степные участки Маньчжурской провинции в самостоятельную Даурскую или Даурско-Маньчжурскую провинцию, что едва ли целесообразно.

Сахалино-Хоккайдская (Сахалино-Курильская) провинция. Сюда входит бóльшая часть Сахалина к югу от 51°30″ с. ш., бóльшая часть Хоккайдо к северу от депрессии Исикари и южные острова Курильской гряды — Кунашир, Шикотан и Итуруп.

Во флоре провинции имеется один эндемичный монотипный род Miyakea, близко родственный прострелу (Pulsatilla) и встречающийся только на гольцах Восточно-Сахалинского хребта. Однако видовой эндемизм относительно невысокий, и эндемики Хоккайдо-Сахалинской провинции в большинстве случаев представляют собой молодые виды или даже подвиды. Однако среди них имеются такие хорошо обособленные виды, как сахалинская пихта (Abies sachalinensis, Сахалин, Хоккайдо и южные Курильские о-ва на север до середины Итурупа). Из эндемичных цветковых растений упомянем купальницу (Trollius pulcher, о. Ришири близ Хоккайдо), каллиантемы (Callianthemum sachalinense, Сахалин; C. miyabeanum, Хоккайдо), виды борца (Aconitum sachalinense, Сахалин и Хоккайдо; A. yezoense, Хоккайдо; A. kurilense, Шикотан; A. miyabei, Центральный Сахалин; A. neosachalinense, Южный Сахалин), виды прострела (Pulsatilla sugawarei, Сахалин; P. taraoi, Курилы; P. tatewakii, Сахалин), лютик (Ranunculus yesoensis, Хоккайдо), василистник (Thalictrum integrilobum, Хоккайдо), маки (Papaver fauriei, Ришири; P. miyabeanum, Курилы), хохлатку (Corydalis culvicalcarata, Хоккайдо), смолевку сахалинскую (Silene sachalinensis), щавель (Rumex regelii), березы (Betula tatewakiana, Хоккайдо; B. apoiensis, Хоккайдо), несколько видов ивы (Salix), первоцветы (Primula hidakana, Хоккайдо, пров. Хидэка; P. sachalinensis, Сахалин), землянику (Fragaria yezoensis, Хоккайдо и Курилы), лапчатку (Potentilla miyabei, Хоккайдо), смородину (Ribes latifolium, Сахалин, Хоккайдо, Курилы), очиток (Sedum furusei), астрагалы (Astragalus yamamotoi, Хоккайдо; A. japonicus, Хоккайдо и Курилы; A. sachalinensis, Сахалин), несколько видов остролодочника (Oxytropis), копеечники (Hedysarum komarovii, о. Монерон близ Сахалина и Шикотан; H. sachalinense, Сахалин и Курилы), горечавки (Gentiana sugawarae, Сахалин; G. yuparensis, Хоккайдо), бубенчик курильский (Adenophora kurilensis, Сахалин и Курилы); эдельвейс курильский (Leontopodium kurilense, Шикотан и Итуруп), соссюреи (Saussurea chionaphylla, Хоккайдо; S. fauriei, Хоккайдо и Курилы; S. duiensis, Сахалин; S. nupuripoensis, Сахалин), полынь илистую (Artemisia limosa, Сахалин), полынь оставшуюся (A. remosa, Сахалин); бодяк гребенчатый (Cirsium pectinellum, Сахалин, Курилы и Хоккайдо); одуванчик (Taraxacum shikotanense, Курилы), стенанциум сахалинский (Stenanthium sachalinense), гусиный лук (Gagea vaginata, Хоккайдо и Курилы), бамбучки (Sasa amphitricha, Кунашир; S. depauperata, Кунашир и Шикотан; S. sachalinensis, Сахалин и Кунашир; S. sugawarae).

Бросается в глаза, что большинство эндемиков Сахалино-Хоккайдской провинции имеет ограниченное распространение, обычно приурочено лишь к одному острову, и часто очень узколокальное распространение даже в пределах данного острова. В растительном покрове подавляющее большинство этих эндемиков играет незначительную роль.

Флора Сахалино-Хоккайдской провинции наиболее близка к флоре Японо-Корейской провинции (особенно северных частей Хонсю), но обнаруживает много общего также с флорой Маньчжурской провинции (в частности, с флорой гор Северного Сихотэ-Алиня), а также с охотско-камчатской флорой.

По А. И. Т о л м а ч е в у (1959), одной из наиболее ярких особенностей растительности (и флоры) Сахалино-Хоккайдской провинции является сочетание господства темнохвойных лесов с широким развитием зарослей курильского бамбука. «В такой форме это характерное для южной половины Сахалина и для Хоккайдо сочетание не повторяется нигде на земном шаре»,— пишет он.

В Восточно-Азиатской области имеется еще ряд флористических провинций, на характеристике которых нет здесь возможности останавливаться.

П р о в и н ц и и эти следующие: Я п о н о-К о р е й с к а я (юго-западная часть Хоккайдо, Хонсю, Кюсю, Танегасима, Яку, Гото, Цусима и южная часть п-ова Корея), Т о к а р о-О к и н а в с к а я (Токара, Амами и Окинава), В о л к а н о-Б о н и н с к а я (Волкано и Бонин), Т а й в а н ь с к а я (Тайвань и Сакисима), С е в е р о-К и т а й с к а я (на

север от Ланьчжоу, северного подножия Циньлина и Хуанхэ до южной границы Маньчжурской провинции), Центральнокитайская (почти весь хребет Циньлин, кроме его северного подножия, часть плато Гуйчжоу и южная половина лежащей к северу от Янцзы Великой Китайской равнины на север до Шаньдунского п-ова и Хуанхэ и на восток до Желтого моря), Фунцзяньская (часть плато Гуйчжоу и область гор Наньлин, Фуцзянь и Чжецзянь на восток от Восточно-Китайского моря), Нагорно-Юньнаньская (Юньнаньское нагорье и прилегающие районы Северо-Восточной горной Бирмы, северных гор Лаоса и северных гор Тонкина в ДРВ), Сычуаньская (Сычуаньские Альпы и Красный бассейн), Восточно-Тибетская (Сиканская) (Восточный Тибет), Восточно-Гималайская (Восточный Непал на запад до 83° в. д., Сикким, Бутан, Верхний Ассам).

3. Атлантическо-Северо-Американская область. Эта область простирается от Атлантического побережья и Голубого хребта до Великих равнин США включительно и занимает бо́льшую часть центральных и восточных штатов. Она вдается местами в Южную Канаду, особенно в Южном Онтарио и долине р. Св. Лаврентия. На п-ове Флорида южной границей области является тропическая зона.

Флора Атлантическо-Северо-Американской области очень богата и характеризуется довольно высоким эндемизмом. Здесь два эндемичных семейства (Hydrastidaceae и Leitneriaceae) и около 100 эндемичных родов, в числе которых маковое (Sanguinaria), крестоцветное (Leavenworthia), розоцветные (Gillenia и Neviusia), росянковое (Dionaea), акантовое (Yeatesia), лилейное (Pleea). Целый ряд родов, как Sarracenia и Uvularia, являются общими эндемиками восточной части Канадской провинции Циркумбореальной области и Атлантическо-Северо-Американской области. Видовой эндемизм очень высокий. Среди них много третичных реликтов, концентрированных преимущественно на плато Озарк и особенно в Аппалачах, главным образом на Голубом хребте.

Уже очень давно было обращено внимание на удивительное сходство флоры Атлантического побережья США, особенно Аппалачей, с флорой Восточной Азии. Еще Цуккарини в своей «Флоре Японии» (1835) привел ряд фактов, указывающих на это сходство, но этот вопрос был разработан лишь несколько позднее, в работах американского ботаника Эса Грея, который, опираясь на теорию Дарвина, объяснил связи этих флор историческими причинами. Эти связи выражаются в наличии довольно большого числа общих родов и близких, замещающих друг друга (викарных) видов, хотя в целом флора Восточной Азии значительно богаче и содержит больше примитивных форм. Интересно, что среди общих родов имеются и такие, которые представлены всего двумя видами — по одному в каждой области, например тюльпанное дерево (Liriodendron) из семейства магнолиевых. По мнению Эса́ Грея, подтверждающемуся современными данными, эти факты ясно указывают на существование в прошлом связи между Азией и Северной Америкой. Хотя флористический обмен между Азией и Америкой был двусторонним, но, по современным данным, основным источником служила все же флора Восточной Азии, которая, вероятно, древнее и была всегда значительно богаче. По числу примитивных семейств и родов она значительно превосходит флору Северной Америки.

Растительный покров этой области очень разнообразен и состоит из альпийской растительности типа горной тундры, разнообразных листопадных лесов, прерий, степей и водно-болотной растительности.

4. Область Скалистых гор, или Северо-Западно-Американская область. Эта область охватывает горные системы Западной Канады и западных штатов Северной Америки, от Аляски до Калифорнии, Невады и Нью-Мексико. На юге она расходится двумя длинными «языками», разделенными Большим Бассейном.

Флора области характеризуется одним эндемичным семейством печеночников (Gyrothyraceae). Эндемичные семейства цветковых растений здесь отсутствуют. Имеется несколько десятков эндемичных или почти эндемичных родов цветковых растений, причем более чем половина этих родов монотипные. Эндемичны род Darlingtonia из семейства саррацениевых, Vancouveria (барбарисовое), Meconella (маковое), несколько родов из семейств портулаковых и маревых, больше 10 родов семейства крестоцветных, в том числе примитивный род Stanleya, род Cladothamnus (вересковое), роды Allotropa, Hemitomes, Pityopus и Pleuricospora из вертляницевых (монотроповых), род Sidalcea (мальвовое), род Piscaria (молочайное), роды Chamaebatiaria, Luetkea, Oemleria, Petrophytum и Purshia из розоцветных, род Whipplea (гортензиевое), роды Bolandra, Lithophragma, Peltiphyllum, Suksdorfia, Tellima и Tolmiea из камнеломковых, род Orogenia (зонтичное), роды Gymnosteris, Leptodactylon и Linanthastrum из синюховых (полемониевых), роды Hesperochiron и Romanzoffia из воднолистниковых, род Dasynotus (бурачниковое), роды Chionophila, Cordylanthus, Synthyris и Tonella из норичниковых, роды Githopsis и Howellia из колокольчиков, роды Balsamorhiza, Blep-

haripappus, Chrysothamnus, Crocidium, Dimeresia, Eriophyllum, Hulsea, Luina, Raillardella и Wyethia из сложноцветных, род Scoliopus (лилейное), род Scribneria (злак) и др.

Доминирующей растительностью области являются хвойные леса. Ни одна другая флористическая область земного шара не обладает столь большим разнообразием хвойных, как Тихоокеанская Северная Америка. В северной части области распространены роскошные хвойные леса, состоящие из Pseudotsuga menziesii, Pinus ponderosa, Pinus contorta, Thuja plicata, Tsuga heterophylla, Tsuga mertensiana, Picea sitchensis и Chamaecyparis nootkatensis. Дальше на юг вдоль побережья Южного Орегона и Калифорнии произрастают леса из вечнозеленой секвойи (Sequoia sempervirens), называемой также красным деревом, а в горах — из гигантской секвойи (Sequoiadendron giganteum). В этой области произрастают такие широколиственные породы, как виды клена, березы, а южнее — дуба, но наиболее широко распространенной является осина (Populus tremuloides). Для жестколистных прибрежных лесов характерно вересковое Arbutus menziesii.

В. ДРЕВНЕСРЕДИЗЕМНОМОРСКОЕ ПОДЦАРСТВО

Древнесредиземноморское подцарство тянется от Макаронезии на западе через все Средиземноморье, Переднюю и Среднюю Азию до Монголии на востоке. Несмотря на то что растительный покров этой обширной территории чрезвычайно разнообразен и состоит из таких столь различных экологических типов, как вечнозеленые древесные растения Макаронезии и пустынные ксерофильные кустарнички Центральной Азии, по истории развития ее флора характеризуется некоторыми общими чертами. Еще один из классиков географии растений, А. Энглер (1881) в работе о географическом распространении рода Rhus (семейство анакардиевых), ввел понятие флоры «древнего Средиземноморья», имея в виду то, что она формировалась по побережью древнего Средиземного моря — Тетиса. Впоследствии М. Г. Попов (1927, 1929) более детально развил идею о единой древнесредиземноморской флоре, но, к сожалению, расширил границы этой флоры вплоть до Калифорнии и Мексики, что едва ли можно признать правильным.

Древнесредиземноморская флора развивалась как преимущественно миграционная флора, и почти вся территория высыхающего моря Тетис была ареной переселений и смешения флор совершенно разного происхождения. Она развивалась на стыке бореальных и тропических флор, но подавляющее большинство древнесредиземноморских растений имеет бореальное, в частности восточноазиатское, происхождение. Поэтому древнесредиземноморская флора является в целом флорой бореальной. Однако видоизмененные выходцы из тропической флоры играют в ней заметную роль, особенно в Макаронезийской и Сахаро-Аравийской областях. Сюда относятся прежде всего представители семейств лавровых (Lauraceae) и пальмы (Phoenix canariensis, в Макаронезии; Chamaerops humilis, в Западном Средиземноморье, и род Nannorrhops, распространенный от Аравии до Северо-Западной Индии). Сюда же относятся Cytinus hypocistis и Pilostyles haussknechtii из семейства раффлезиевых (Rafflesiaceae), представители семейств Capparaceae, Loranthaceae, Santalaceae и Zygophyllaceae, макаронезийский эндемик Sideroxylon marmulano и марокканский эндемик Argania spinosa — оба из семейства сапотовых (Sapotaceae), ирано-туранские виды рода Incarvillea из семейства бигнониевых (Bignoniaceae) и др.

Древнесредиземноморская флора обнаруживает ясно выраженные связи с африканской, в частности с капской, флорой. Многие ксерофитные и особенно геофитные элементы древнесредиземноморской флоры имеют близких родичей в Южной Африке. Так, хвойное Tetraclinis articulata (семейство кипарисовых), произрастающее в Северо-Западной Африке, Юго-Восточной Испании и на Мальте, близко к роду Widdringtonia (Тропическая и Южная Африка), а также к роду Callitris (Австралия, Тасмания и Новая Каледония).

Среди двудольных африканские связи наиболее хорошо выражены в родах Limonium, Pelargonium, Erica, Argyrolobium, Convolvulus, Stachys, Salvia, Cephalaria, Ifloga, Helichrysum, Echinops и др. Среди однодольных эти связи особенно хорошо выражены в родах Androcymbium, Colchicum, Scilla, Urginea, Dipcadi, Ornithogalum, Romulea, Gladiolus, Iris, Gynandriris и др. Эти связи Энглер объяснял общностью происхождения от исходных тропических предков, но вероятнее всего между Средиземноморьем и Южной Африкой длительное время происходил флористический обмен, который осуществлялся через горы Восточной Африки, Эфиопию и далее через Драконовые горы, которые образуют как бы мост, соединяющий древнесредиземноморскую флору с южноафриканской. Горные хребты Северо-Восточной Африки в плиоцене продолжались до Малой Азии и Балканского п-ова, чем объясняется преобладание среди среднеземноморских элементов флоры Африки восточносредиземноморских таксонов над западносредиземноморскими. Этот флористический обмен был скорее всего взаимный, хотя далеко не во всех

случаях удается определить направление миграции.

Древнесредиземноморское подцарство подразделяется на 4 области: Макаронезийскую, Средиземноморскую, Сахаро-Аравийскую и Ирано-Туранскую.

5. **Макаронезийская область.** В Макаронезийскую область входят острова: Азорские, Мадейра, Канарские и Зеленого Мыса. Флора этой области насчитывает около 1600 видов, из которых более половины средиземноморские. Эндемичных родов сравнительно мало (около 30), причем больше половины их приурочено к Канарским островам. Однако число эндемичных видов довольно велико (около 650). Из наиболее интересных эндемичных видов отметим прежде всего лавровые (Laurus azorica, Apollonias barbusana, Persea indica и Ocotea foetens), сохранившиеся здесь с третичного времени, когда они или близкие к ним виды были широко распространены на территории Европы и на Кавказе (особенно много их остатков в верхнемиоценовой флоре Годердзи в Западной Грузии). Далее следуют клетра древовидная (Clethra arborea, клетровое), кустарниковый щавель (Rumex lunaria, гречишное), виды кустарниковой капусты (Sinapidendron, крестоцветное), канарское земляничное дерево (Arbutus canariensis, вересковое), Sideroxylon marmulana (сапотовое), кустарниковые молочаи (Euphorbia regis-jubae и E. stygiana), кактусовидный молочай (E. canariensis) и древовидный молочай (E. mellifera), питоспорум (Pittosporum coriaceum, питоспоровое), падуб канарский (Ilex canariensis, падубовое), бузина мадейрская (Sambucus maderensis, жимолостное), бирючина (Viburnum rugosum, жимолостное), подорожник (Plantago arborescens), достигающий 1 *м* высоты, древовидный василек (Centaurea arborea), драконово дерево (Dracaena draco), финиковая пальма (Phoenix canariensis), канарская сосна (Pinus canariensis).

Среди эндемичных видов обращает на себя внимание большое число вторичных кустарниковых и древовидных видов родов, представленных вне Макаронезии обычно травянистыми формами. Кроме перечисленных выше, упомянем виды рода молодило (Sempervivum) и близких к нему родов из семейства толстянковых, а также виды родов синяк (Echium) из бурачниковых и осот (Sonchus) из сложноцветных. Характерно наличие тропических элементов. В растительном покрове Макаронезии наиболее замечательны вечнозеленые лавровые леса, которые, как показывают данные палеоботаники, из всех современных растительных формаций наиболее близки к миоценовым и плиоценовым лесам Европы.

6. **Средиземноморская область.** Средиземноморская область приблизительно в тех ее границах, которые были намечены еще А. Гризебахом (1874) и впоследствии несколько уточнены последующими авторами, включает бо́льшую часть Пиренейского п-ова, прибрежные части Франции, Апеннинского и Балканского п-овов (включая почти всю Грецию), острова Средиземного моря, Марокко, Северный Алжир, Тунис, Северо-Западную Триполитанию, Киренаику, небольшую прибрежную полосу в Северо-Западном Египте, побережье Леванта (бо́льшая часть Палестины и Ливан), Западную Сирию, Западную и Южную Анатолию. Небольшие по размерам и обедненные островки средиземноморской флоры (так называемые «эксклавы») имеются в южной, горной части Крыма и вдоль Черноморского побережья Кавказа, особенно в Северной и Северо-Восточной Анатолии.

Средиземноморская область почти лишена эндемичных семейств, если не считать монотипного семейства Aphyllanthaceae (род Aphyllanthes, Западное Средиземноморье), обычно не выделяемого из семейства лилейных. Число эндемичных родов сравнительно невелико, но много общих эндемиков с соседними областями — Макаронезийской, Циркумбореальной, а также Сахаро-Аравийской и Ирано-Туранской. Из эндемичных родов отметим западносредиземноморский род Tetraclinis из семейства кипарисовых, роды Rupicapnos (Западное Средиземноморье) и Ceratocapnos из семейства дымянковых, крапивное Soleirolia (острова Западного Средиземноморья), гвоздичные Ortegia (Западное Средиземноморье) и Bolanthus (Восточное Средиземноморье), крестоцветные Lycocarpus (Южная Испания), Aubrietia (от Италии до Ирана), Ionopsidium (Западное Средиземноморье), Bivonaea (Сицилия), Euzomodendron (Южная Испания), Hutera (Испания), Vella (Западное Средиземноморье), Boleum (Восточная Испания), Didesmus (Восточное Средиземноморье), Morisia (Сардиния и Корсика), Guiraoa (Юго-Восточная Испания), почти эндемичный западносредиземноморский род Sesamoides из резедовых (на севере доходит до Центральной Франции), род Malope из мальвовых, росянковое Drosophyllum (Западное Средиземноморье), бобовые Ceratonia, Chronanthus, Anagyris, Calicotome, Spartium, Hymenocarpus и Biserrula, род Argania (Марокко) из тропического семейства сапотовых, зонтичные Petagnia (Сицилия) и Lagoecia, род Putoria из мареновых, род Fedia из валериановых, род Tremastelma (Восточное Средиземноморье) из ворсянковых, норичниковые Bellardia и Lafuentia (Западное Средиземноморье), губоцветные Rosmarinus, Preslia (Западное Средиземноморье), Dorystoechas (Юго-Западная Анатолия) и Coridothymus, колокольчиковое Trachelium,

сложноцветные Santolina, Cladanthus, Staehelina, Cynara (на восток до Курдистана), Leuzea, Andryala, Rothmaleria (Южная Испания), лилейное Chionodoxa (Восточное Средиземноморье), ирисовое Hermodactylus, злак Triplachne (Сицилия), ароидные Dracunculus (от Мадейры и Канарских о-вов до Малой Азии), Helicodiceros (Балеарские о-ва, Корсика, Сардиния), Biarum (на восток до Западного Ирана), Arisarum (на запад до Макаронезии) и, наконец, единственную в Средиземноморской области дикорастущую пальму Chamaerops (один вид C. humilis в Западном Средиземноморье).

Видовой эндемизм достигает 50%, но эндемизм здесь диффузного типа, т. е. эндемики широко разбросаны среди многих родов и видов, что указывает на очень большую роль миграций. Отметим некоторые из эндемичных или почти эндемичных видов, играющих особую роль в сложении средиземноморской растительности или представляющих интерес с историко-флористической точки зрения. Это алеппская сосна (Pinus halepensis) и пиния (Pinus pinea), кипарис (Cupressus sempervirens), который дико произрастает только на островах Эгейского моря, но широко культивируется по всему Средиземноморью, благородный лавр (Laurus nobilis), Liquidambar orientalis из семейства Altingiaceae (Юго-Западная Анатолия и Родос), вечнозеленые дубы (Quercus ilex и Q. coccifera), ладанники (Cistus incanus, C. monspeliensis и другие виды этого макаронезийско-средиземноморского, преимущественно западносредиземноморского рода), солнцецвет иволистный (Helianthemum salicifolium) и другие виды этого в основном древнесредиземноморского рода, земляничные деревья (Arbutus unedo и A. andrachne), виды вереска (Erica), древовидный молочай (Euphorbia dendroides), виды фисташки (Pistacia lentiscus и P. terebinthus), мирт (Myrtus communis), филлирея (Phillyrea angustifolia и P. latifolia), олеандр (Nerium oleander), акант (Acanthus mollis), авраамово дерево — кустарник из вербеновых (Vitex agnus-castus). Наиболее многочисленны эндемичные виды из семейств ладанниковых, крестоцветных, бобовых, зонтичных, бурачниковых, норичниковых, губоцветных, сложноцветных, лилейных и злаков.

По сравнению с флорой Макаронезийской области средиземноморская флора содержит меньше древних, третичных реликтов и гораздо больше молодых, прогрессивных эндемиков, возникновение которых было связано с возрастающей ксерофилизацией. Как и во флоре Макаронезии, влияние африканской флоры здесь ярко выражено, особенно в ксерофильных формациях и среди луковичных растений, где часто ясно видны связи с Южной Африкой, но представителей чисто тропических семейств гораздо меньше, причем они сохранились главным образом в Западном Средиземноморье, особенно в Марокко. Ясно выражена связь с восточноазиатской флорой, восходящая к третичному времени. Чрезвычайно велико влияние на средиземноморскую флору элементов циркумбореальной флоры, многие из которых проникли в Средиземноморье, особенно в горные его районы, в эпохи, соответствовавшие наступлению ледника на севере Евразии. В то же время в более сухие и жаркие межледниковые эпохи многие средиземноморцы проникали на север, где до сих пор они частично сохранились в виде реликтов, например в Центральной Франции, в различных районах Швейцарии и даже в Южной Ирландии, где до сих пор произрастает земляничное дерево (Arbutus unedo).

Естественный растительный покров Средиземноморья в относительно мало тронутом виде сохранился только в некоторых горных районах. Так, в Марокко, Алжире и на Сицилии все еще сохранились леса из дикой маслины.

На равнинах и в предгорьях растительный покров или полностью уничтожен и замещен культурными растениями, или очень сильно видоизменен.

Для растительности Средиземноморья наиболее характерны хвойные и вечнозеленые жестколистные леса из невысоких деревьев с короткими толстыми стволами и разнообразные формации кустарников, кустарничков и полукустарников. Характер растительности заметно изменяется с запада на восток и с севера на юг. В обоих направлениях растительность становится более ксерофильной.

Средиземноморская область подразделяется на провинции:

Юго-Западно-Средиземноморская провинция занимает Южно-Атлантическую Иберию и Северное Марокко, включая Высокий Атлас.

Иберийско-Балеарская провинция охватывает Субпиренейскую Иберию, исключая сами Пиренеи, и всю остальную часть полуострова, кроме районов, относящихся к предыдущей провинции и Циркумбореальной области, а также Балеарские о-ва.

Лигурийско-Тирренская провинция включает Приморский Лангедок и Прованс, побережье Лигурийского моря (Французскую и Итальянскую Ривьеру), западную часть Средней Италии, итальянское побережье Тирренского моря, весь п-ов Калабрия, острова Корсика, Сардиния, Сицилия и Мальта.

Адриатическая провинция занимает Адриатическое побережье Италии на север приблизительно до района Равенны и весь

п-ов Салентина, все побережье п-ова Истрия, на севере включая Триест, побережье Югославии и Албании на юг приблизительно до Влёры.

Восточно-Средиземноморская провинция охватывает часть Южной Албании, почти всю Грецию, острова Ионического и Эгейского морей, Крит, Кипр, побережье Малой Азии и Сирии, Ливан и бо́льшую часть Палестины.

Южно-Средиземноморская провинция охватывает Алжир, Тунис, Северо-Западную Триполитанию, Киренаику и часть северо-западного побережья Египта.

Крымско-Новороссийская провинция охватывает Южный Крым (узкая прибрежная полоска южного склона первой гряды Крымских гор от Севастополя до Феодосии, ограниченная с севера высокогорьями Яйлы) и северную часть Западного Закавказья от Анапы примерно до Туапсе на юге. Этот сравнительно небольшой район с его довольно обедненной средиземноморской флорой, особенно в Новороссийской подпровинции, едва ли заслуживал выделения в отдельную провинцию, если бы не его значительная удаленность от основного ареала средиземноморской флоры.

Из числа типичных средиземноморцев этой провинции назовем прежде всего земляничник (Arbutus andrachne) и ладанник (Cistus incanus). Земляничник является характерным растением южнокрымского маквиса — обедненного варианта распространенной в Средиземноморье растительной формации. Заслуживает упоминания так называемая судакская сосна, или сосна Станкевича, встречающаяся между Судаком и Новым Светом и в противоположной, западной оконечности Южного Крыма. Обычно она рассматривается как самостоятельный вид Pinus stankewiczii, но в действительности настолько близка к средиземноморскому виду Pinus brutia, что в лучшем случае может рассматриваться лишь как его подвид.

Таково же систематическое положение так называемой пицундской сосны, произрастающей на Черноморском побережье Кавказа, на мысе Пицунда в Абхазии, а также на крутых склонах хребтов, выходящих к Черному морю в районе между Абхазией и Анапой, причем вместе с ней растет также ладанник (Cistus incanus). Пицундская сосна тоже очень близка к Pinus brutia и, если не идентична ей, представляет собой лишь подвид. Эти изолированные местонахождения средиземноморской сосны имеют реликтовый характер. В прошлом, во время сухих межледниковых эпох, средиземноморцы были, вероятно, гораздо шире распространены на Черноморском побережье Кавказа и в Малой Азии. Чрезвычайно интересно, что здесь сохранилось также паразитное средиземноморское растение из тропического семейства раффлезиевых (Cytinus hypocistis).

7. Сахаро-Аравийская область. В эту область входит вся внетропическая часть Сахары, от Атлантического побережья до Египта (по берегу залива Сидра и восточнее Киренаики достигает Средиземного моря), Синайский п-ов, вся северная внетропическая часть Аравийского п-ова, Южная Палестина, часть Иордании, южная часть Сирийской пустыни и Нижняя Месопотамия.

Флора Сахаро-Аравийской области не очень богата (около 1500 или немного более видов) и носит до некоторой степени переходный характер, так как на севере в ее составе довольно много средиземноморских растений, на юге — суданских, а на востоке — ирано-туранских. Несмотря на это, в ней довольно много эндемичных родов, а видовой эндемизм, вероятно, не менее 25%. Из эндемичных родов можно отметить Nucularia, Fredolia и Agathophora (маревые), Muricaria, Nasturtiopsis, Zilla, Oudneya, Foleyola и Lonchophora (крестоцветные), Gymnarrhena и Lifago (сложноцветные) и др. Многие наиболее характерные эндемичные виды и роды относятся к семейству крестоцветных (особенно к Brassicinae), а также к маревым, гвоздичным (особенно Paronychieae) и сложноцветным (особенно Filagineae). Характерны также эндемичные виды рода парнолистник (Zygophyllum).

В растительном покрове доминируют пустынные и полупустынные формации и редколесье.

8. Ирано-Туранская область. В эту обширную область входят Центральная и Восточная Анатолия, бо́льшая часть Сирии, Южная и Восточная Палестина, небольшая часть Синайского п-ова, часть Иордании, северная часть Сирийской пустыни, Верхняя Месопотамия, бо́льшая часть Армянского нагорья, аридные и семиаридные районы Южного и Восточного Закавказья, Гиркания (Талыш и прилегающие районы вдоль Каспийского побережья на территории Ирана), Иранское нагорье без тропических пустынь, южные отроги Гиндукуша и южные склоны и отроги Западных Гималаев к западу от 83° в. д. и вся огромная территория от низовьев Волги и пустынь Восточного Закавказья до пустыни Гоби включительно.

В таком объеме эта область приблизительно соответствует «области степей» (Steppengebiet) А. Гризебаха, установленной им сто лет назад.

Флора Ирано-Туранской области характеризуется довольно высоким родовым эндемизмом и очень высоким видовым эндемизмом (вероятно, не менее 25%). Наиболее богата флора Иранского нагорья, наиболее обеднена флора

Центральной Азии. Из числа эндемичных родов с более широким ирано-туранским ареалом укажем, например, таких представителей очень характерного для области семейства маревых, как Panderia, Horaninovia, Bienertia, Girgensohnia, Halocharis, Halimocnemis, Halotis, Halanthium и Gamanthus, крестоцветное Graellsia, бобовые Ammothamnus и Ammodendron, род Acanthophyllum из гвоздичных (на севере заходит в Сибирь) и род Lallemantia из губоцветных (от Анатолии до Западных Гималаев). Очень характерны для Ирано-Туранской области роды Acantholimon (свинчатковое) и Cousinia (сложноцветное), но они, как, впрочем, и многие другие ирано-туранские элементы, заходят в Восточное Средиземноморье и не являются, таким образом, строго эндемичными.

Ирано-Туранская область подразделяется на две подобласти — Западно-Азиатскую и Центральноазиатскую, границу между которыми, однако, не всегда легко указать.

8а. Западно-Азиатская подобласть. Западно-Азиатская подобласть охватывает всю западную часть области до Прибалхашья, Центрального Тянь-Шаня и Западных Гималаев. В нее входит флористически наиболее богатая часть области, растительный покров которой отличается огромным разнообразием. В Гиркании, Западном Тянь-Шане и в Западно-Гималайской провинции еще сохранились реликтовые участки мезофильных лесов, а во многих местах значительные пространства покрыты ксерофильными дубовыми лесами. Средиземноморский элемент также выражен гораздо сильнее, особенно во флоре дубовых лесов и редколесий.

Западно-Азиатская подобласть, особенно Иранское нагорье, представляет собой основной центр формирования ирано-туранской флоры. Много эндемичных видов таких родов, как Delphinium, Silene, Acanthophyllum, Calligonum, Atraphaxis, Acantholimon, Limonium, Althaea, Alcea, Euphorbia, Haplophyllum, Alyssum, Aethionema, Erysimum, Isatis, Prunus, Onobrychis, Trigonella, Ferula, Nepeta, Phlomis, Eremostachys, Salvia, Stachys, Thymus, Scrophularia, Verbascum, Heliotropium, Convolvulus, Asperula, Galium, Achillea, Anthemis, Tanacetum, Artemisia, Centaurea, Cousinia, Echinops, Helichrysum, Jurinea, Scorzonera, Eremurus, Tulipa, Allium, Iris.

Армено-Иранская провинция. Обширная Армено-Иранская провинция охватывает бо́льшую часть Внутренней Анатолии и семиаридные части Армянского нагорья, засушливые районы Южного Закавказья, Зувант и хребет Копетдаг на территории СССР, бо́льшую часть Ирана, за исключением южных и юго-западных прибрежных тропических районов и районов прикаспийских реликтовых лесов, часть Афганистана и Северный Белуджистан.

Провинция характеризуется богатой и своеобразной флорой с очень высоким видовым эндемизмом. Имеются также эндемичные секции и подроды, более двух десятков эндемичных родов. Особенно много эндемичных таксонов в семействах сложноцветных, зонтичных, бурачниковых, крестоцветных, маревых, бобовых, губоцветных, лилейных, свинчатковых, мареновых и норичниковых. Характерны пустынные и полупустынные формации, горные степи, часто с участием колючих подушкообразных кустарничков (особенно колючий эспарцет Onobrychis cornuta и виды Acantholimon), сообщества ксерофильных и жестколистных кустарников и кустарничков и можжевеловые и лиственные редколесья. Во многих местах распространены ксерофильные дубовые леса.

Месопотамская провинция охватывает часть Иордании, бо́льшую часть Сирии, часть равнин Юго-Восточной Анатолии, примыкающих к Сирийской пустыне, Северо-Западный Ирак и небольшой участок Юго-Западного Ирана к западу от г. Керманшаха.

Туранская (Арало-Каспийская) провинция включает пустыни Восточного Закавказья, Прикаспийскую низменность от низовьев Терека через низовья Волги до Эмбы, область пустынь, протягивающихся от восточных берегов Каспийского моря и низовьев Эмбы до Прибалхашья, Муголжары, плато Устюрт, Каракумы и Кызылкум, предгорные равнины вдоль Копетдага, Памиро-Алая, Западного Тянь-Шаня, межгорные долины Мирзагуль, Каршинскую степь и другие равнины на юге Узбекистана.

Флора этой провинции обнаруживает много общего с флорой Армено-Иранской провинции, где располагаются центры происхождения очень многих ее компонентов. Очень много общего также с центральноазиатской флорой, особенно в семействе маревых (Chenopodiaceae) — наиболее характерного семейства туранской флоры. Из эндемичных или почти эндемичных туранских родов укажем Alexandra, Rhaphidophyton и Piptoptera из маревых и род Smirnowia из бобовых. Растительный покров провинции состоит преимущественно из чисто пустынных или степных формаций.

Гирканская провинция — район реликтовых лесов Талыша, северных склонов Эльбурса и Южно-Каспийской низменности до Юго-Западного Хорасана на востоке. Леса распространены вдоль побережья Каспийского моря примерно до высоты 500—600 *м* над уровнем моря.

Основными лесными породами являются железняк (Parrotia persica, эндемичный монотип-

ный род из семейства гамамелидовых) и каштанолистный дуб (Quercus castaneifolia). Этот эндемичный для Гирканской провинции третичный реликт наиболее близок к произрастающему в Алжирском Атласе Quercus afares. В лесах нижнего горного пояса в качестве лесообразующих пород к ним присоединяются еще дзельква (Zelkova carpinifolia) и граб (Carpinus betulus).

Туркестанская провинция охватывает горы и нагорья Средней Азии до Центрального Тянь-Шаня и Памира на востоке, бо́льшую часть Бадхыза, Карабиль, Бадахшан, Афганский Туркестан, Паропамиз, хребет Сафедкох, Западный Гиндукуш, хребет Баба, на западе до Нуристана и долины Кабула.

Это во многих отношениях переходная провинция, тесно связанная на западе с Армено-Иранской провинцией, а на востоке — с центральноазиатской флорой, с одной стороны, и западногималайской — с другой. Тем не менее эндемизм этой провинции довольно высокий, и в ней имеется не только много эндемичных видов, но и довольно много эндемичных родов, например крестоцветные Iskandera, Tetracmidion и др., зонтичные Albertia, Schtschurovskia, Korshinskya, Ladyginia, Komarovia, Mogoltavia и Astomatopsis, норичниковые Spirostegia и Nataniella, колокольчиковые Cylindrocarpa и Cryptocodon, сложноцветные Lepidolopha, Polytaxis и др., лилейное Korolkowia. Из большого числа эндемичных видов укажем инкарвиллею (Incarvillea olgae, Дарваз) — представителя тропического семейства бигнониевых и экзохорду (Exochorda alberti) из семейства розанных, образующую на востоке Гиссарского хребта своеобразную кустарниковую формацию. Бо́льшая часть видов обоих родов приурочена к Восточно-Азиатской флористической области.

В предгорьях и низкогорьях значительные пространства занимают пустынные типы растительности, особенно эфемеровая растительность. Для горных склонов характерны заросли листопадных кустарников, которые в большинстве случаев представляют собой вторичные сообщества, возникшие в результате уничтожения лесной растительности. Значительные пространства в горах занимают своеобразные формации степного типа с участием крупных зонтичных, эфемеров и геофитов и редколесья или реже леса, образованные можжевельниками.

Лиственные леса встречаются лишь в виде отдельных массивов. Грецкий орех образует леса в западной части Тянь-Шаня и на Гиссарском хребте. Наряду с чистыми насаждениями ореха обычны кленово-ореховые и яблоневоореховые леса, приуроченные к более освещенным склонам. Характерны также светлые кленовые леса паркового типа из клена Семенова и туркестанского клена.

Лишь небольшие пространства занимают еловые и пихтовые леса. Еловые леса состоят из ели Шренка (Picea schrenkiana) — высокого стройного дерева, распространенного на Тянь-Шане и Памиро-Алае (Иркештам), а также в Центральноазиатской подобласти. Пихта представлена в Туркестанской провинции особой географической расой сибирской пихты, известной под названием пихты Семенова. Она не образует чистых насаждений, но растет в сочетании с елью, яблоней и грецким орехом.

Высокогорная растительность представлена лугами (главным образом на Тянь-Шане), степями, сообществами подушковидных полукустарничков.

Западно-Гималайская провинция включает Нуристан, долину Кабула, расположенный к югу от нее хребет Спингар и южные склоны и отроги Западных Гималаев приблизительно к западу от 83° в. д., в среднем выше 1000 *м* над уровнем моря. Отдельные эксклавы встречаются местами на восточных склонах Сулеймановых гор.

8b. Центральноазиатская подобласть. Центральноазиатская подобласть охватывает обширную территорию пустынь и степей, простирающуюся от Прибалхашья и Центрального Тянь-Шаня до Большого Хингана. Она занимает в основном территорию внутреннего стока Азиатского материка и представляет собой царство своеобразных холодных пустынь, пустынных и высокогорных степей. Флора ее сравнительно бедна (едва ли более 5000 видов), но эндемизм высокий и имеется, в частности, немало эндемичных родов, в том числе систематически довольно изолированных. Из числа эндемичных родов упомянем, например, маревые Microgynoecium (Тибет), Iljinia, Sympegma и Ammopiptanthus, розоцветное Potaninia (Монголия) и парнолистниковое Tetraena (Монголия).

Из-за сухости и очень большой разницы между крайними температурами растительный мир Центральноазиатской подобласти характеризуется угнетенностью и сравнительным однообразием. Господствуют горные степи, местами переходящие в лесостепи, высокогорные луга, но особенно различные пустынные и полупустынные формации. Местами встречаются острова еловых, елово-пихтовых, лиственничных и очень обедненных лиственных лесов.

Центральнотяньшаньская провинция охватывает центральные хребты Тянь-Шаня в пределах СССР, часть Алайского хребта, Алайскую долину, а на севере — Иссык-Кульскую котловину с прилегающими склонами; на юге граница проходит по гребню

Заалайского хребта; на западе — по Ферганскому хребту и далее вдоль хребта Кекеримтау и Сусамырского до Таласского Алатау; на севере — вдоль Таласского Алатау, далее по Киргизскому хребту и Кунгей-Алатау.

Флора этой провинции, несмотря на ее размеры, содержит, вероятно, лишь немногим более 1500 видов. Но в ней имеются эндемичные роды (злак Timouria, бурачниковое Tianschaniella и др.) и много эндемичных видов. В растительном покрове доминируют степные сообщества, кобрезиевые «ковры» и осоковые болота. Некоторые авторы называют Центральный Тянь-Шань страной злаков и осок. Что же касается древесно-кустарниковой растительности, то она представлена здесь фрагментарно и занимает небольшие площади. В глубине Центрального Тянь-Шаня, особенно на Терскей-Алатау и Кунгей-Алатау, имеются отдельные, обычно небольшие, островки еловых лесов. Встречаются также лиственные насаждения, состоящие из тополя, березы, видов жимолости, изредка дикого абрикоса и др.

Джунгаро-Тяньшанская провинция включает южный склон и предгорья Монгольского и отчасти Русского Алтая, хребты Тарбагатай и Саур, Джунгарский Алатау, хребты Барлык, Майли и Джаир, Восточный Тянь-Шань, Джунгарскую Гоби, Зайсанскую котловину, Джаркентскую котловину, Балхаш-Алакульскую впадину.

Флора этой провинции относительно молодая и содержит большое число бореальных элементов. Есть эндемичные роды, например зонтичные Pastinacopsis и Seselopsis, но видовой эндемизм не очень высокий. Растительный покров состоит из полынно-злаковых полупустынь, ковыльных степей, лиственничных лесов, елово-пихтовой тайги, высокогорных лугов и кобрезиевых «ковров».

Монгольская провинция охватывает бассейны р. Хобдо и оз. Урэг-Нур, систему хребтов Монгольского Алтая, включая Тайширын-Ула и Адж-Богдо и предгорья Большого Хингана, Среднюю Халху, Восточную Монголию, котловину больших озер, Долину озер, Гобийский Алатау, Восточную, Западную и Алашаньскую Гоби, Ордос, Хэси, Кашгарию, Такла-Макан, Нол-Норскую долину, Цайдам.

Тибетская провинция. Западная граница, имеющая довольно сложную конфигурацию, проходит приблизительно по оси 73° в. д.; северную границу образует Заалайский хребет, а южную — Восточный Гундукуш; далее на восток южная граница проходит по Каракоруму и Гималаям; в восточной части граница идет дугообразно на северо-восток, огибая с юга горы Баян-Хара-Ула. Таким образом, в провинцию входят Памир, Восточный Гиндукуш, Каракорум и бóльшая часть Тибетского нагорья вместе с Цинхаем, занимающим северо-восточную окраину нагорья. На территории СССР эта провинция заходит лишь небольшой частью, занимая Восточный Памир.

Флора провинции небогатая и насчитывает, вероятно, не более 1000 видов. Это самая молодая флора во всей Центральноазиатской подобласти, так как ее история начинается, в сущности, лишь после четвертичного оледенения. В этом отношении она напоминает флору Арктики. Основу растительного покрова Тибетской провинции в целом составляют виды центральноазиатского или вообще восточнодревнесредиземноморского происхождения. Виды восточноазиатского происхождения играют значительную роль только в восточной и юго-восточной части Тибетского нагорья.

С. МАДРЕАНСКОЕ (СОНОРСКОЕ) ПОДЦАРСТВО

Флора Юго-Западной Северной Америки и Мексиканского нагорья настолько резко отличается от Бореального и Древнесредиземноморского подцарств, что вполне может рассматриваться как отдельное, самостоятельное подцарство. Флора Мадреанского подцарства развивалась независимо от флоры Древнесредиземноморского подцарства, но в некоторых отношениях их развитие шло конвергентно. Есть ряд общих родов, например Arbutus, Cercis, Crataegus, Cupressus, Juniperus, Lonicera, Pinus, Pistacia, Platanus, Populus, Prunus, Quercus, Rhamnus, Rhus, Rosa, Rubus, Styrax, Salvia, Viburnum и др., что объясняется скорее всего их происхождением от близких бореальных и отчасти тропических предков.

В подцарстве лишь одна область — Мадреанская.

9. Мадреанская (Сонорская) область. Эта область простирается от Юго-Западного Орегона через Калифорнию до северной части Нижней Калифорнии и включает жаркие пустыни от Южной Калифорнии до Аризоны, Нью-Мексико и Техаса и далее к югу до Мексиканского нагорья, бóльшую часть Невады и Юта и отдельные части соседних штатов.

Флора Мадреанской области характеризуется рядом эндемичных семейств (Crossosomataceae, Koeberliniaceae, Fouquieriaceae, Simondsiaceae и Pterostemonaceae). Это говорит о том, что очень длительное время она развивалась изолированно. Много эндемичных родов (около 10%), в том числе Umbellularia, Anemopsis, Chrysolepis, Romneya, Dendromecon, Carnegiea, Lyonothamnus, Adenostoma, Sarcodes, Allotropa, Dasylirion, Beschorneria.

Видовой эндемизм составляет, вероятно, около 40%.

II. ПАЛЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

Палеотропическое царство охватывает тропики Старого Света, за исключением Австралии. В это царство входят все тропические острова Тихого океана, кроме немногих островов, расположенных вдоль побережья Южной Америки.

Богатейшая флора Палеотропического царства включает около сорока эндемичных семейств, из которых мы назовем только пять наиболее известных: непентесовые (Nepenthaceae), диптерокарповые (Dipterocarpaceae), банановые (Musaceae, в узком смысле слова), флагеллариевые (Flagellariaceae) и пандануcовые (Pandanaceae). Число родов и особенно видов огромно.

Раскинувшееся на огромное пространство от Африки до Полинезии, Палеотропическое царство очень дифференцировано, и в его пределах можно выделить 5 подцарств: Африканское, Мадагаскарское, Индо-Малезийское, Полинезийское и Новокаледонское.

А. АФРИКАНСКОЕ ПОДЦАРСТВО

В это подцарство входит бо́льшая часть Африканского континента, тропические пустыни Аравийского п-ова, тропические пустыни Ирана, Пакистана и Северо-Западной Индии. Оно может быть разделено на области: Судано-Анголезскую, Гвинео-Конголезскую, область Намиба—Карру и область о-вов Св. Елены и Вознесения.

10. Судано-Анголезская область. Эта область охватывает тропические части Сахары от Атлантического океана до Красного моря, всю обширную территорию саванн от Сенегала до Судана, Северо-Восточную и Восточную Тропическую Африку, о. Сокотра, тропические части Аравийского п-ова (за исключением юго-западных районов), тропические пустыни Южного Ирана, Пакистана и Северо-Западной Индии, Мозамбик, Южную Родезию, Замбию, Трансвааль, Наталь, части Ботсваны, бо́льшую часть Анголы, часть Намибии, Оранжевую провинцию и бо́льшую часть Капской провинции.

Несмотря на свои колоссальные размеры, Судано-Анголезская область имеет лишь несколько маленьких эндемичных семейств и сравнительно немного эндемичных родов, но очень много эндемичных видов. Особенно характерны виды Acacia (мимозовое) и Commiphora (анакардиевое).

Обширные пространства заняты различного типа злаковниками и саваннами, в частности сухой колючекустарниковой саванной. С ними чередуются рощи и массивы смешанных и листопадных лесов и редколесий. Среди деревьев саванны обращают на себя внимание толстоствольные баобабы (Adansonia digitata). Для увлажненных долин характерны галерейные леса. В наиболее сухих районах саванна переходит в тропическую пустыню.

В пределах Судано-Анголезской области различаются 4 подобласти.

10a. Сахело-Суданская подобласть тянется от Сенегала и Гамбии до Судана включительно, занимая части Уганды и Западной Кении. Флористически она бедна, и в ней мало эндемиков. Наиболее характерны виды Acacia и Commiphora, а в менее аридных частях —бобовое Isoberlinia.

10b. Нубийско-Раджастанская (Нубийско-Синдская) подобласть. В эту большую область, расположенную на двух континентах, входят Нубийская пустыня, часть Аравийского п-ова, тропические пустыни Ирана, Пакистана и Северо-Западной Индии. Небольшие эксклавы нубийско-раджастанской флоры имеются в Вади-Эль-Араба в Южной Палестине, в нижней части долины Иордана и на побережье Мертвого моря.

Эта подобласть флористически богаче Сахело-Суданской подобласти, и число эндемиков значительно больше. Из эндемичных или почти эндемичных родов отметим гвоздичное Cometes (от Северо-Восточной Африки и Эфиопии до Северо-Западной Индии), крестоцветные Physorrhynchus (от Южного Ирана до Северо-Западной Индии) и Dipterygium (от Египта до Пакистана), бобовое Taverniera (от Северо-Восточной Африки до Северо-Западной Индии), сапотовое Reptonia (Аравия, Афганистан, Северо-Западная Индия), норичниковое Omania (Аравия), сложноцветные Grantia (Аравия и Иран) и Platychaeta (от Южной Аравии до Северо-Западной Индии), пальма Nannorrhops (от Аравии до Северо-Западной Индии). Характерный для этой подобласти род Ochradenus (резедовое) встречается также на о. Сокотра. Для подобласти характерны также виды родов Acacia, Anogeissus, Balanites, Calligonum, Capparis, Cenchrus, Cleome, Convolvulus, Cordia, Crotalaria, Euphorbia, Fagonia, Jaubertia, Heliotropium, Grewia, Indigofera, Maerua, Leptadenia, Melhania, Pergularia, Tephrosia, Ziziphus, а также Calotropis procera, Gisekia pharnaceoides, Lawsonia inermis, Moringa aptera, Neurada procumbens, Olea cuspidata, Periploca aphylla, Rhazya stricta, Salvadora persica, S. oleoides и др. Многие из этих растений проникают в Сахаро-Аравийскую подобласть.

10c. Эфиопско-Йеменская подобласть. Сюда входят Эфиопия, Сомали на юг до Центральной Кении и Танзании, юго-западная часть Аравийского п-ова (Йемен, Асир, НДРЙ) и о. Сокотра.

Для подобласти характерны одно эндемичное семейство (Barbeyaceae) и около 50 эндемичных

родов, большей частью олиго- и монотипных, в том числе Sevada, Hagenia, Afrovivella, Carania, Kissenia, Cephalopentandra, Dendrosicyos, Socotora, Poskea, Drakebrockmania, Wissmannia. Около половины эндемичных родов приурочено к о. Сокотра, флора которого чрезвычайно самобытна и включает много интереснейших растений, в том числе второй вид рода Punica — P. protopunica. Род Coelocarpum (Verbenaceae) является общим для Сокотры (1 вид) и Мадагаскара (4 вида). Для названных районов характерны виды родов Acacia и Commiphora. Северная часть области включает большую территорию горной флоры, характеризующуюся видами Olea, Ocotea, Hagenia abyssinica и хвойными Juniperus и Podocarpus, а в высокогорьях — древовидными Senecio и Lobelia и кустарниковыми видами Alchemilla и Helichrysum.

10. Анголо-Танзанийская подобласть. Эта подобласть охватывает Танзанию, Южный Заир, бóльшую часть Анголы, Замбию, Малави, Мозамбик, Южную Родезию, Трансвааль, Наталь, часть Ботсваны, часть Намибии, бóльшую часть территории ЮАР (до Капского царства).

Флора характеризуется лишь небольшим числом эндемичных родов. Характерны виды Brachystegia, Julbernardia, Acacia, Commiphora, Terminalia, Combretum и Pleiotaxis, а также Kirkia acuminata, Baikiaea plurijuga и Colophospermum mopane. На юго-востоке значительные площади злаковников с Themeda. В прибрежной полосе Восточной Африки очень узкие и прерывистые пространства характеризуются значительным числом эндемиков, показывающих родовое родство с флорой Мадагаскарской области.

11. Гвинео-Конголезская область. Гвинео-Конголезская область, или Западно-Африканская область дождевых лесов тянется от Гвинеи до Камеруна, Габона и бассейна реки Конго (Заир).

Флора этой области очень богата. В ней несколько эндемичных семейств (Dioncophyllaceae, Scytopetalaceae, Octoknemaceae, Medusandraceae, Hoplestigmataceae), много эндемичных родов и очень большое число эндемичных видов.

12. Область Намиб — Карру. Эта сравнительно небольшая область включает западную часть Юго-Западной Африки (включая значительную часть Намибии) и Карру (аридные плато и межгорные равнины, лежащие к югу от р. Оранжевой).

В северной части пустыни Намиб и в юго-западной части Анголы есть одно монотипное эндемичное семейство вельвичиевых (Welwitschiaceae), относящееся к голосеменным растениям и очень изолированное в систематическом отношении. Там же эндемичный род Acanthosicyos — древовидное растение из семейства тыквенных, произрастающее на песчаных дюнах и возникшее в процессе эволюции от лиановых предков. Флора области очень богата эндемичными видами. Особенно характерны виды Mesembryanthemum и близких родов Tetragonia, Pelargonium, Rhigozum, а также Pentzia, Pteronia и других кустарниковых сложноцветных.

13. Область островов Св. Елены и Вознесения. Несмотря на небольшие размеры этих двух вулканических островов, их флора столь своеобразна, что обычно выделяется в самостоятельную область. В то время как о. Вознесения был в момент его открытия почти лишен растительности и в настоящее время имеет лишь два эндемичных вида цветковых растений (Euphorbia origanoides и Hedyotis adscensionis), о. Св. Елены был сплошь покрыт густыми лесами, которые были уничтожены козами и другими домашними животными, завезенными сюда португальцами.

Несмотря на то что первоначальная флора была небогата по числу родов и видов, она характеризовалась исключительно высоким видовым эндемизмом. Из 39 видов цветковых растений, сохранившихся на о. Св. Елены, 38 эндемичны, хотя из 28 родов эндемичны только 5. Флора острова обнаруживает наибольшие связи с флорой Африки, особенно Южной Африки, где представлены 22 из 28 родов его цветковой флоры. Что касается эндемичных родов, то они обнаруживают следующие связи: Nesiota (Rhamnaceae) наиболее близка к южноафриканскому роду Phylica, родственному южноамериканским родам; Mellisia (Solanaceae) родственна центрально- и южноамериканскому роду Saracha (от Мексики до Перу); древовидные сложноцветные Commidendron и Melanodendron родственны южноамериканским родам из трибы Asteraae; древовидное сложноцветное Petrobium, возможно, родственно полинезийским родам Fitchia и Oparanthus.

В. МАДАГАСКАРСКОЕ ПОДЦАРСТВО

Сюда входит лишь одна область — Мадагаскарская.

14. Мадагаскарская область. Область охватывает Мадагаскар, острова Коморские, Альдабра, Амирантские, Сейшельские и Маскаренские.

Флора этой области чрезвычайно своеобразна и характеризуется исключительно высоким эндемизмом (85%). В составе мадагаскарской флоры 9 эндемичных семейств (Didymelaceae, Didiereaceae, Diegodendraceae, Asteropeiaceae, Medusagynaceae, Sarcolaenaceae, Rhopalocarpaceae, Melanophyllaceae, Geosiridaceae), боль-

шинство которых очень изолированы в систематическом отношении. Имеется около 300 эндемичных родов, большинство из них встречается на самом Мадагаскаре. По числу видов первое место во флоре области занимают орхидные, затем следуют сложноцветные, молочайные, осоковые и злаки.

С. ИНДО-МАЛЕЗИЙСКОЕ ПОДЦАРСТВО

Индо-Малезийское подцарство характеризуется исключительно богатой флорой, в составе которой очень много примитивных групп, особенно цветковых растений. По всем данным здесь сосредоточена наиболее древняя на Земле флора цветковых растений.

15. Индийская область. В Индийскую область входят п-ов Индостан, бо́льшая часть Индо-Гангской равнины (за исключением западных частей, относящихся к Судано-Анголезской области), Шри Ланка (Цейлон), Лаккадивские и Мальдивские о-ва и архипелаг Чагос. На севере граница области доходит до субтропической зоны Гималаев.

Эндемичные семейства отсутствуют, и только около 50 эндемичных родов, большинство которых к тому же монотипные и имеют очень локальное распространение. Поэтому флору Индийской области нельзя считать очень самобытной.

Но видовой эндемизм очень высокий, особенно на п-ове Индостан, где число эндемичных видов достигает 2100.

Естественная растительность Индийской области сильно изменена человеком, а во многих наиболее густонаселенных местах почти не сохранилась. На всем западном побережье п-ова Индостан, от Бомбея до южной его оконечности, в юго-западной части Шри Ланка, в низовьях Ганга и Брахмапутры произрастают тропические дождевые леса, для которых характерны виды диптерокарпуса (Dipterocarpus, семейство диптерокарповых). Сравнительно большие пространства занимают полулистопадные и листопадные сезонные леса (называемые часто муссонными), в частности саловые леса (сал — Shorea robusta, семейство диптерокарповых), сохранившиеся главным образом в виде узкой полосы вдоль южного подножия Гималаев, тиковые леса (тик — Tectona grandis, семейство вербеновых), занимающие большие пространства в Западных Гатах и в центральной части п-ова Индостан, а также смешанные леса. Огромные пространства занимают редколесья, заросли колючих кустарников, саванны и злаковники, на месте которых в прошлом произрастали леса. Вдоль полосы мелководья у морских берегов, защищенных от сильного прибоя и периодически затопляемых морем, развивается мангровая растительность. По устьям рек, за исключением рек, впадающих в Аравийское море, по лагунам и прибрежным болотам с внутренней стороны мангровых развиты заросли бесстебельной пальмы нипа (Nypa fruticans).

16. Индокитайская область. В эту область входят бо́льшая часть Ассама, п-ов Индокитай, Андаманские и Никобарские о-ва, тропические районы Южного Китая, о. Хайнань. Эндемичные семейства отсутствуют, но более 250 эндемичных родов.

Естественная растительность Индокитайской области сохранилась лучше и значительно богаче, чем растительность Индийской области. Довольно большие площади занимают тропические дождевые леса, в которых очень заметную роль играют различные представители семейства диптерокарповых. В горах тропический дождевой лес постепенно переходит в леса субтропического типа (так называемые мшистые леса), для которых характерны вечнозеленые представители семейства дубовых и лавровых, крупные древовидные рододендроны и другие вересковые, магнолиевые, чайные и др. На стволах и ветвях деревьев мшистого леса растут многочисленные эпифиты (папоротники, орхидные и др.); особенно большую роль среди эпифитов играют мхи и печеночники, густо покрывающие ветви деревьев. Местами, особенно выше в горах, значительную роль играют хвойные, в том числе подокарпусы. В районах с ясно выраженным засушливым сезоном распространены полулистопадные и листопадные сезонные леса, занимающие очень большие площади в Центральной Бирме, Таиланде и в сухих внутренних районах Лаоса. Доминирующей породой в этих лесах нередко является тик (особенно в Северной Бирме и в Северном Таиланде) или же низкорослые и листопадные виды диптерокарповых. В относительно сухих местообитаниях, начиная с уровня моря, встречаются сосновые леса. На месте уничтоженных сезонных лесов появляются вторичные саванны, редколесья, кустарники и заросли бамбука. На морских побережьях и в дельтах местами распространена мангровая растительность и заросли нипы.

17. Малезийская (Малайская) область. Сюда входят п-ов Малакка, острова Ява, Суматра, Калимантан, Филиппины.

Флора характеризуется двумя эндемичными семействами (Tetrameristaceae и Scyphostegiaceae) и многими эндемичными родами.

Для растительности Малезийской области наиболее характерны роскошные тропические дождевые леса, в которых большую роль играют диптерокарповые, гигантские фикусы,

пальмы, панданусы, многочисленные папоротники. В горах развиты мшистые леса, которые выше переходят в криволесье и заросли кустарников. Имеются также сезонные леса, редколесья и вторичные саванны. Характерна мангровая растительность.

18. Папуасская область. В эту область входят острова Сулавеси, Тахуна и Талауд, Молуккские, Банда, Танимбар(?), Ару, Мисоол, Салавати, Вайгео, Новая Гвинея, Адмиралтейства, арх. Бисмарка, о. Новая Британия, о-ва Тробриан, Муруа, Д'Антркасто, арх. Луизиада, Соломоновы о-ва.

Эндемичные семейства отсутствуют, число эндемичных родов невелико, но видовой эндемизм высокий.

19. Фиджийская область. Область охватывает острова Санта-Крус, Новые Гебриды, Фиджи, Тонга, Самоа. Во флору области входят примитивное эндемичное семейство Degeneriaceae, около 15 эндемичных родов и более 70% эндемичных видов.

D. ПОЛИНЕЗИЙСКОЕ ПОДЦАРСТВО

В Полинезийское подцарство входят области с чисто островными флорами, лишенными эндемичных семейств, но характеризующиеся часто высоким родовым и видовым эндемизмом. Исторически полинезийская флора является производной от Индо-Малезийской.

20. Гавайская область. Эта небольшая область охватывает Гавайские о-ва и атолл Джонстона.

Флора Гавайской области содержит около 15% эндемичных родов сосудистых растений, в том числе гвоздичное Schiedea, фиалковое Isodendrion, бегониевое Hillebrandia, губоцветное Stenogyne, мареновое Bobea, колокольчиковые Clermontia, Cyanea, Delissea, Rollandia и Trematolobelia, сложноцветное Hesperomannia. Особенно характерны древовидные роды из семейства колокольчиковых. Более 90% видов коренной гавайской флоры эндемичные.

21. Полинезийская область. Полинезийская область охватывает острова Каролинские, Марианские, Маркус, атолл Уэйк, Маршалловы, Науру, Ошен, Гилберта, Хауленд, Бейкер, Эллис, Феникс, Увеа (Уоллис), Хорн, Токелау, Лайн (Центральные Полинезийские Спорады), Кука (северные), Общества, Тубуаи, Рапа, Туамоту, Маркизские, Мангарева (Гамбье), Питкэрн, Хендерсон, Дюси, Пасхи, Сала-и-Гомес.

К числу немногочисленных эндемичных родов относятся аралиевое Reynoldsia, тутовое Metatrophis, липовое Tahitia (о-ва Общества), геснериевое Cyrtandroidea (Маркизские о-ва), мареновые Hitoa (Таити) и Sarcopygme (Самоа), колокольчиковые Sclerotheca (о-ва Кука, Общества) и Apetahia (о-ва Общества, Маркизские, Рапа), сложноцветное Fitchia и пальма Solfia (Самоа).

E. НОВОКАЛЕДОНСКОЕ ПОДЦАРСТВО

Новокаледонское подцарство отличается столь большим своеобразием флоры, что, безусловно, заслуживает выделения в отдельное подцарство. Оно состоит лишь из одной области.

22. Новокаледонская область. В Новокаледонскую область входят острова Новая Каледония, Пен (Куние) и Луайоте.

Область характеризуется несколькими эндемичными семействами (Amborellaceae, Strasburgeriaceae, Oncothecaceae, Paracryphiaceae и Phellineaceae) и около 110 эндемичными родами, в том числе чрезвычайно своеобразными папоротником из семейства глейхениевых (Stromatopteris), хвойными Austrotaxus (иногда выделяется в отдельное семейство), Parasitaxus (единственное паразитное растение среди хвойных), Prumnopitys и Neocallitropsis, цветковыми Exospermum (примитивный род из бессосудистого семейства винтеровых), Canacomyria (восковниковое), Oceanopapaver (каперсовое), Maxwellia (баобабовое), Myodocarpus (аралиевое с плодами, как у зонтичных). Видовой эндемизм достигает 85%.

Нет на Земле другой территории такого же размера, которая могла бы сравниться с Новой Каледонией столь большим числом эндемичных семейств и родов. По проценту эндемичных родов с Новой Каледонией можно сравнить лишь о-ва Гавайские и Хуан-Фернандес. Интересно, что далеко не все эндемичные роды монотипны и число видов некоторых из них достигает нескольких десятков. Это указывает на то, что здесь длительное время шли интенсивные процессы видообразования. В то же время во флоре Новой Каледонии имеется значительное число древних и примитивных родов, и здесь встречается 6 из 11—12 известных бессосудистых родов цветковых растений (Amborella, Belliolum, Bubbia, Drimys, Exospermum и Zygogynum), причем три из них (Amborella, Exospermum и Zygogynum) эндемичны. По родовому составу флоры Новая Каледония имеет много общего с флорой островов Новая Гвинея, Соломоновых, Новых Гебрид и Фиджи, с одной стороны, и с флорой Северо-Восточной Австралии — с другой.

III. НЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

Неотропическое царство занимает южные тропические части п-овов Калифорния и Флорида, низменности и побережья Мексики, всю Центральную Америку с Антильскими о-вами, бо́льшую часть Южной Америки (за исключением

южных умеренных и субтропических ее частей, относящихся к Голантарктическому царству) и ряд тропических островов, примыкающих к Южно-Американскому континенту. Таким образом, это флористическое царство полностью располагается в Новом Свете, почему и называется неотропическим.

Неотропическая флора имеет общее происхождение с палеотропической, и можно предполагать, по крайней мере в отношении цветковых растений, что она уходит корнями в Палеотропическое царство. Имеется много общих семейств и даже родов с так называемым пантропическим распространением, т. е. растений, распространенных в тропиках как Старого, так и Нового Света (иногда выходя за пределы тропиков). Назовем, например, семейства аноновых (Annonaceae), гернандиевых (Hernandiaceae), лавровых (Lauraceae), перцевых (Piperaceae), крапивных (Urticaceae), диллениевых (Dilleniaceae), страстоцветных (Passifloraceae), баобабовых (Bombacaceae), молочайных (Euphorbiaceae), ризофоровых (Rhizophoraceae), миртовых (Myrtaceae), анакардиевых (Anacardiaceae), сапиндовых (Sapindaceae), мальпигиевых (Malpighiaceae), протейных (Proteaceae), бигнониевых (Bignoniaceae), орхидных (Orchidaceae), пальм (Arecaceae). Довольно много также общих родов (вероятно, не менее 450). Все это говорит о том, что в течение значительного времени была тесная миграционная связь между тропиками Старого и Нового Света; при этом миграция происходила не только из Старого Света в Новый, но и частично в противоположном направлении.

Есть основания предполагать, что некоторая связь Южной Америки с тропической Западной Африкой продолжалась вплоть до середины верхнего мела. Одним из наиболее замечательных примеров былой связи флоры тропической Западной Африки с флорой тропической Южной Америки является распространение семейства бромелиевых (Bromeliaceae). Почти все виды семейства бромелиевых произрастают в тропической Южной Америке, за исключением только Pitcairnia feliciana, эндемичного для Гвинеи.

Совершенно аналогично распространение другого неотропического семейства — Rapateaceae, большинство родов которого произрастает в тропической Южной Америке, за исключением рода Maschalocephalus, эндемичного для Либерии.

Однако отделение Южной Америки от Африки произошло достаточно давно, и поэтому неотропическая флора в течение очень длительного времени развивалась самостоятельно и выработала около тридцати эндемичных семейств и огромное множество эндемичных родов и видов.

Неотропическое царство подразделяется на несколько областей.

23. Карибская область. Сюда входят южная тропическая часть п-ова Калифорния, низменности и побережья Мексики, самая южная тропическая часть п-ова Флорида, острова Ревилья-Хихедо, Клиппертон, Флорида-Кис, Багамские, Бермудские, Большие и Малые Антильские, Гватемала, Панама, Северная Колумбия, Северная Венесуэла и о. Тринидад. Во флору области входят 2 эндемичных семейства (Picrodendraceae и Plocospermataceae) и более 500 эндемичных родов (на Бермудских о-вах эндемичные роды отсутствуют). Очень высокий процент эндемичных видов.

24. Область Гвианского нагорья. Область Гвианского нагорья характеризуется древней и оригинальной флорой, насчитывающей около 100 эндемичных родов, процент эндемичных видов достигает 70, а в высокогорьях — даже от 90 до 95. Во флоре Гвианского нагорья представлен ряд примитивных семейств, в том числе магнолиевые (несколько видов рода Magnolia) и винтеровые (Drimys brasiliensis).

25. Амазонская область. Амазонская область включает низменности бассейна Амазонки, побережье Бразилии и Гвианы, острова Фернанду-ди-Норонья и Сан-Паулу.

Богатейшая флора Амазонской области содержит лишь одно эндемичное семейство Dialypetalanthaceae, но в ней имеется не менее 500 эндемичных родов и не менее 3000 эндемичных видов. Наиболее характерной чертой растительности Амазонской области является роскошный дождевой тропический лес. Нигде в мире дождевые тропические леса не занимают столь большой площади и не отличаются таким богатством растительных форм, как в бассейне Амазонки. Из наиболее известных полезных растений этой области, широко культивируемых в тропических странах, нужно указать каучуконосное дерево гевею (Hevea brasiliensis) и шоколадное дерево (Theobroma cacao).

26. Центральнобразильская область. Область занимает Бразильское нагорье, Гран-Чако и острова Триндади и Мартин-Вас.

Эндемичные семейства отсутствуют, но имеются около 400 эндемичных родов, в том числе Diclidanthera из семейства истодовых.

27. Андийская область. Вытянутая с юга на север, область охватывает западные береговые хребты и побережье Южной Америки от Колумбии до пустыни Атакама, Галапагосские о-ва и о. Кокос.

Область характеризуется двумя эндемичными семействами: Malesherbiaceae (также в Аргентине) и Nolanaceae (на севере Чили и в Перу). Во флору области входит большое число эндемичных родов. Из наиболее известных андий-

ских эндемичных родов упомянем хинное дерево (Cinchona).

Андийская область является родиной многих важных культурных растений.

IV. КАПСКОЕ ЦАРСТВО

Капское царство — самое маленькое среди флористических царств Земли, но благодаря исключительному своеобразию флоры и самостоятельности ее развития все географы растений единодушно отделяют его от остальной флоры Африки. Оно состоит лишь из одной области — Капской.

28. Капская область. В Капскую область входит южная оконечность Африки от Кланвильяма на западе до окрестностей Порт-Элизабет на востоке.

Несмотря на небольшие размеры области, ее флора необыкновенно богата (около 7000 видов) и насчитывает несколько эндемичных семейств (Grubbiaceae, Roridulaceae, Bruniaceae, Penaeaceae, Greyiaceae, Geissolomataceae, Retziaceae). Более 280 родов имеют своим центром Капскую область, а более 210 из них эндемичны для области (включая также роды эндемичных семейств).

Видовой эндемизм очень высокий, около 90%. Очень характерны многочисленные виды вереска (Erica), солнечника (Mesembryanthemum) и многочисленные протейные (Proteaceae), представленные видами рода Protea и целым рядом эндемичных родов, в том числе Leucadendron. Один из видов этого рода — серебряное дерево (L. argenteum) со сверкающими, блестящими, серебристыми листьями — является одним из наиболее характерных растений капской флоры. Многими видами представлен здесь пеларгониум (Pelargonium, гераниевое), сложноцветные Helichrysum и Senecio и др. Одной из характерных особенностей растений капской флоры является обилие листовых и стеблевых суккулентов и огромное количество геофитных однодольных.

Южная часть Африки отделилась от Южной Америки в раннем мелу, а от Антарктики — в начале третичного периода. Трудно предположить, что до расхождения этих материков уже существовали все те роды цветковых растений, которые являются общими между Капским и Голантарктическим царствами. Более вероятно, что их расселение происходило через соединявшие их архипелаги, т. е. с помощью птиц, ветра и морских течений. Так, общие роды Acaena (розоцветное), Gunnera (гуннеровое), Bulbinella (лилейное), Leptocarpus (рестионовое), очевидно, распространились уже после расхождения южных материков. В то же время таксоны более высокого ранга, такие, как семейства Restionaceae и особенно Proteaceae, вполне могли существовать еще до этого события. В прошлом капская флора занимала в Африке гораздо бо́льшую территорию, чем в настоящее время, и из-за возрастающей сухости климата продолжает неуклонно сокращаться.

Капская флора не дала человечеству ни одного важного в хозяйственном отношении культурного растения, но она продолжает служить неисчерпаемым источником красивых садовых и комнатных растений: агапантус, амариллис, декоративная спаржа, фризия, гальтония, гербера, виды гладиолуса, кливия, виды книпхофии, плюмбаго и др.

V. АВСТРАЛИЙСКОЕ ЦАРСТВО

Флора Австралии очень самобытна и отличается высоким эндемизмом. В ее флоре имеется целый ряд эндемичных семейств: Austrobaileyaceae, Idiospermaceae, Byblidaceae, Cephalotaceae, Eremosynaceae, Akaniaceae, Tremandraceae, Brunoniaceae и др. Кроме того, Австралийское царство является центром развития таких семейств, как Pittosporaceae, Epacridaceae, Stackhoussiaceae, Myoporaceae и Goodeniaceae, а также многих родов. Наибольшую роль во флоре Австралии играют злаки, бобовые, сложноцветные, орхидные, лилейные, молочайные, осоковые, рутовые, миртовые (особенно подсемейство Leptospermoideae) и протейные. В то же время отсутствуют многие широко распространенные группы, например хвойци, подсемейство Maloideae семейства Rosaceae, бамбуки и такие семейства, как чайные (Theaceae), вересковые (Ericaceae), бегониевые (Begoniaceae) и др.

В состав флоры входят около 570 эндемичных родов.

Важную роль в растительном покрове Австралии играют многочисленные виды акации (Acacia) и особенно эвкалиптов (Eucalyptus), а также казуарины (Casuarina), некоторые другие миртовые (Melaleuca, Leptospermum и др.), многочисленные протейные (Proteaceae), особенно виды Banksia.

В то время как одни элементы австралийской флоры, например миртовые, роды Acacia и Casuarina, многочисленные стеркулиевые (Sterculiaceae) и рутовые (Rutaceae), обнаруживают преимущественно палеотропические связи, другие элементы, например протейные (Proteaceae), эпакридовые (Epacridaceae — семейство, как бы заменяющее в Австралии близкое семейство вересковых) или однодольное семейство Restionaceae, обнаруживают широкие связи с флорами южного полушария.

Как предполагают, движение Австралии к северу началось в середине мелового периода и в эоцене (45—49 млн. лет назад), окончательно прервалась ее связь с Южной Америкой через Антарктику. Австралия по мере движения к северу постепенно вошла в зону более теплого климата. Флористический обмен между Австралией и Антарктикой, а через Антарктику и с южными областями Южной Америки продолжался вплоть до миоцена, чем и объясняется наличие многих общих таксонов не только араукариевых, подокарповых, винтеровых, протейных, рестионовых и других характерных семейств южного полушария, но и многих родов, например Nothofagus, Hebe, Donatia, Drapetes, причем многие из них являются общими с новозеландской флорой. В большинстве случаев эти общие элементы представляют собой реликты древней голантарктической флоры, которые в пределах Австралийского царства лучше всего сохранились в горах Юго-Восточной Австралии и в Тасмании. В то же время на родовом уровне очень мало общего с капской флорой.

Первоначальное ядро флоры Австралийского царства возникло в результате преобразования элементов древней голантарктической флоры, эволюция которых в результате длительной изоляции Австралии и сложившихся в ней своеобразных физико-географических условий шла в основном в сторону ксерофилизации. Ксерофильная флора Австралии формировалась по мере вступления Австралии в зону низких осадков южной окраины тропиков, т. е. в основном после эоцена, хотя семиаридные условия, по некоторым данным, существовали еще в позднем мелу.

По мере движения Австралии к северу она все больше входила в сферу влияния палеотропической флоры, некоторые представители которой дают начало таким характерным элементам австралийской флоры, как акации и эвкалипты.

В Австралийском царстве различаются три ясно выраженные флористические области.

29. Северо-Восточно-Австралийская область. Область охватывает северные, восточные и юго-восточные лесные и отчасти саванновые районы Австралии вместе с прибрежными островами и о. Тасмания. Во флору области входят 5 эндемичных семейств (Austrobaileyaceae, Tetracarpaeaceae, Petermanniaceae, Idiospermaceae и Akaniaceae) и более 150 эндемичных родов. Тасмания имеет 14 эндемичных родов, в том числе хвойные Athrotaxis, Diselma и Microcachrys и цветковые Tetracarpaea, Prionotes, Isophysis.

30. Юго-Западно-Австралийская область. Во флору области входят 3 эндемичных семейства (Cephalotaceae, Eremosynaceae и Emblingiaceae) и около 125 эндемичных родов (включая Dryandra, Nuytsia, Stirlingia и др.). Очень высок видовой эндемизм (75% или больше).

31. Центральноавстралийская, или Эремейская, область. Область охватывает северные и восточные саванновые районы, центральные пустыни и Южную Австралию.

Во флоре области эндемичные семейства отсутствуют, но имеется около 40 эндемичных родов, многие из которых относятся к семействам маревых, крестоцветных и сложноцветных.

VI. ГОЛАНТАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

Голантарктическое флористическое царство относительно самое бедное в ряду флористических царств Земли и по богатству своей флоры значительно уступает Голарктическому царству. Тем не менее оно содержит одиннадцать небольших моно- или олиготипных эндемичных семейств (Lactoridaceae, Gomortegaceae, Hectorellaceae, Halophytaceae, Francoaceae, Aextoxicaceae, Tribelaceae, Griseliniaceae, Misodendraceae, Alseuosmiaceae и Donatiaceae) и значительное число эндемичных родов, из которых многие характеризуются очень разорванным ареалом. Несмотря на то, что территории, входящие в состав Голантарктического царства, значительно удалены друг от друга (например, о-ва Хуан-Фернандес и Огненная Земля отделены от Новой Зеландии и о. Лорд-Хау колоссальными морскими пространствами), в составе их флоры имеется много общих родов и близких и даже идентичных видов. Наличие многих общих таксонов между о-вами Хуан-Фернандес и умеренной Южной Америкой, антарктическими островами и Новой Зеландией с прилегающими островами, а также Тасманией и горами Юго-Восточной Австралии и отчасти Южной Африки уже давно привело к выводу о существовании в прошлом древнего центра умеренной флоры в южном полушарии. Еще в 1853 г. Дж. Хукер отметил ботаническое родство между внетропической Южной Америкой, антарктическими островами, Новой Зеландией и Тасманией. В настоящее время существование древней умеренной голантарктической флоры, некогда единой, но впоследствии разорванной, не вызывает сомнений.

Расцвет голантарктической флоры восходит к тем временам, когда ныне разрозненные части территории Голантарктического царства были соединены в единую сушу, составляющую часть южного материка Гондваны. Разделение этой суши на отдельные, постепенно удалявшиеся друг от друга части произошло главным образом в течение первой половины третичного периода, когда цветковые растения были уже

господствующей группой в растительном мире Земли. Во время плейстоценовых оледенений многие элементы голантарктической флоры продвинулись далеко на север, особенно в Южной Америке, где в высокогорной флоре Анд они достигли Эквадора и Колумбии. Сюда относятся, например, роды Colobanthus (гвоздичное), Acaena (розоцветное), Azorella (зонтичное) и Ourisia (норичниковое). В это время целый ряд голарктических растений смог благодаря снижению снеговой линии пройти по низким горам Панамского перешейка и дойти до Южного Чили. Но голарктический элемент проник в Голантарктику еще в третичное время, что доказывается наличием в субантарктической Южной Америке и Новой Зеландии хорошо обособленных эндемичных видов и даже надвидовых таксонов (вплоть до секций) таких родов, как Caltha, Ranunculus, Berberis, Stellaria, Rumex, Draba, Geum, Hydrangea, Saxifraga, Veronica, Euphrasia, Pedicularis, Plantago, Juncus, Luzula, Poa и др.

Еще в начале мелового периода Антарктика, Южная Америка (вместе с Фолклендским плато), Африка и Мадагаскар, Индия, Австралийская плита (Австралия, Новая Гвинея, погруженное Квинслендское плато и Тасмания), Новая Каледония и Новая Зеландия вместе с почти полностью погруженным плато Кэмпбелла и островами и погруженными хребтами Лорд-Хау, Норфолк и Маккуори составляли гигантский южный континент Гондвану, отделенный морем от северного континента Лавразии. В южной умеренной и субтропической зонах Гондваны формировалась голантарктическая флора, которая развивалась параллельно северной голарктической флоре. Но со временем Гондвана стала распадаться на отдельные части, которые медленно раздвигались в разные стороны.

Как геологические, так и биогеографические данные указывают на то, что от Гондваны очень давно начала отделяться Африка (вместе с Мадагаскаром), которая в конце мелового периода уже находилась на значительном расстоянии от Южной Америки и Антарктики. Поэтому голантарктический элемент представлен в Южной Африке, на Мадагаскаре и о. Реюньон слабее, чем в других умеренных и субтропических странах южного полушария. Тем не менее имеется немало общих таксонов между Африкой — Мадагаскаром — Реюньоном и другими частями бывшей Гондваны. Одним из наиболее замечательных примеров служит род Dietes (ирисовое), 3 вида которого произрастают в Южной Африке, а один (D. robinsoniana) — на о. Лорд-Хау.

В позднем мелу (около 80 млн. лет назад) от Восточной Антарктики, представлявшей собой архипелаг, отделилось плато Кэмпбелла (включая Новую Зеландию), а в эоцене (45—50 млн. лет назад) стала отходить в северном направлении Австралия, и тем самым прервалась ее связь с Южной Америкой через Антарктику. В то время как Австралия передвинулась на север на 15° от Индийско-Антарктического поднятия, Антарктика продвинулась на 15° к югу. Последующее развитие биоты (флоры и фауны) Австралии пошло самостоятельными путями, и голантарктический элемент сохранился главным образом в горах Юго-Восточной Австралии и Тасмании, в то время как в Новой Зеландии и на окружающих ее островах он продолжал преобладать.

Антарктика приняла положение, близкое к современному, и ее растительный мир сильно обеднел.

В Голантарктическое царство входят 4 области: Хуан-Фернандесская, Патагонская, область субантарктических островов и Новозеландская.

32. Хуан - Фернандесская область. Область охватывает о-ва Хуан-Фернандес (Александр-Селькирк, Робинзон Крузо и Санта-Клара) и Десвентурадас (Сан-Феликс и Сан-Амбросио). Острова представляют собой вулканические пики на подводном хребте Хуан-Фернандес.

Во флоре области одно уже почти вымирающее эндемичное семейство Lactoridaceae и 20 эндемичных родов, в том числе папоротник Thyrsopteris (монотипный род из семейства циатейных), Nothomyrcia (монотипный род из семейства миртовых), Selkirkia (монотипный род из семейства бурачниковых), Cuminia (монотипный род из семейства губоцветных), представители трибы Senecioneae семейства сложноцветных (роды Robinsonia, Rhetinodendron и Symphyochaeta), древовидные васильки (Centaurodendron и Yunquea — монотипные роды, вероятно, производные от Centaurea), целый ряд древовидных представителей трибы Cichorieae семейства сложноцветных, пальма Juania (родственное североандийскому роду Ceroxylon и мадагаскаро-коморскому роду Ravenea), бромелиевые Ochagavia и Hesperogreigia, злаки Podophorus, Pantathera и Megalachne. Около 70% флоры сосудистых растений, насчитывающих около 200 видов, являются эндемичными.

Флористически о-ва Хаун-Фернандес наиболее близки к Патагонской области и поэтому должны быть включены в Голантарктическое царство, а не в Неотропическое, как это принято почти во всех флористических системах. Оледенения повлияли на флору островов Хуан-Фернандес и Десвентурадас гораздо меньше, чем на флору Чили, и поэтому эти острова можно рассматривать как убежище более древней, доплейстоценовой флоры. Обе группы

островов заметно отличаются друг от друга флористически. Это объясняется тем, что наиболее богатая лесная флора сохранилась на о. Робинзон-Крузо (Мас-а-Тьерра), а на о. Александр-Селькирк развита альпийская флора. Во флоре Хуан-Фернандесской области имеется ряд изолированных таксонов, таких, как Thyrsopteris elegans, Lactoris fernandeziana, некоторые древовидные роды зонтичных и сложноцветных и ряд родов и видов, связанных с родами и видами Новозеландской области, Океании и Гавайских островов.

Есть небольшая группа растений, связанная с андийской флорой: эндемичные роды Selkirkia, Cumina и Juania, эндемичные виды Berberis и эндемичные древовидные виды Nicotiana. Наиболее значительным элементом Хуан-Фернандесской флоры является чилийский, хотя эти растения большей частью эндемичны и, как правило, очень своеобразны. Наконец, имеется значительный магелланский элемент (Александр-Селькирк), но большинство видов растений неэндемичны.

33. Патагонская область. Область охватывает внетропические части Южной Америки от субтропических «монта» Аргентины и араукариевых лесов Южной Бразилии до Огненной Земли, а также о-ва Фолклендские, Эстадос, Диего-Рамирес, Южная Георгия, Южные Шетландские и Южные Оркнейские, Аделейд и Антарктический п-ов. Остров Нени у западного побережья Антарктического п-ова является крайним южным пределом распространения сосудистых растений.

Патагонская область характеризуется довольно разнообразной флорой, состоящей в основном из дериватов древнего голантарктического элемента, но со значительной примесью таксонов голарктического происхождения, а на севере — также неотропических элементов.

Во флоре области 7 эндемичных семейств: Gomortegaceae, Halophytaceae (субаридные районы Аргентины. от Ла-Риоха до Санта-Крус), Malesherbiaceae, Tribelaceae (Южное Чили и Огненная Земля), Francoaceae (Чили), Aextoxicaceae (Чили) и Misodendraceae (в лесных районах от 33° ю. ш. до Магелланова пролива) и множество эндемичных или почти эндемичных родов, большинство которых приурочено к Чили. Из числа наиболее интересных эндемичных родов отметим папоротник Leptocionium (Hymenophyllaceae), хвойные Saxegothaea (Podocarpaceae), Austrocedrus, Pilgerodendron и Fitzroya (Cupressaceae), цветковые Peumus (Monimiaceae), Boquila и Lardizabala (Lardizabalaceae), Philippiella (Caryophyllaceae), Austrocactus и Holmbergia (Cactaceae), Berberidopsis (Flacourtiaceae), Niederleinia (Frankeniaceae), Lebetanthus (Epacridaceae), Ovidia (Thymelaeaceae), Quillaja и Kageneckia (Rosaceae), Saxifragella (Saxifragaceae), Zuccagnia (Fabaceae), Tepualia (Myrtaceae), Magallana (Tropaeolaceae), Gymnophyton, Laretia и Mulinum (Apiaceae), Talguenea (Rhamnaceae), Schizanthus (Solanaceae), Melosperma и Monttea (Scrophulariaceae), Hygea, Mitraria и Sarmienta (Gesneriaceae), Chiliotrichum, Melalema и Nassauvia (Asteraceae), Tetroncium (Juncaginaceae), Gilliesia, Leontochir, Leucocryne, Schickendantziella и Solaria (Liliaceae), Lapageria (Philesiaceaceae), Conanthera и Tecophilaea (Tecophilaeaceae), Tapeinia (Iridaceae), Fascicularia (Bromeliaceae), Ortachne (Poaceae), Jubaea (Arecaceae).

Очень много эндемичных видов. Подавляющее большинство эндемиков сосредоточено в Чили, где сохранилось наибольшее число древних голантарктических элементов.

34. Область субантарктических океанических островов. Эта переходная область между Новозеландской и Патагонской включает о-ва Тристан-да-Кунья вместе с о. Гоф, о-ва Принс-Эдуард, Крозе, Амстердам, Сен-Поль, Кергелен и Хёрд вместе с расположенным близко от него о. Макдональд.

Флора этой области очень обеднена, но, как показывают данные палеоботаники, в прошлом она была значительно богаче, и хвойные и нотофагусовые леса покрывали обширные пространства. Для области характерны два эндемичных монотипных рода: Pringlea (P. antiscorbutica) из семейства крестоцветных (острова Принс-Эдуард, Крозе, Кергелен и Хёрд) и Lyallia (L. kergelensis) из очень близкого к гвоздичным семейства Hectorellaceae (Кергелен). Первый род относится к числу примитивных родов семейства крестоцветных и наиболее близок к родам Stanleya (запад США) и Warea (юго-восток США), имеющих много общего с Cleome и близкими родами из семейства каперсовых, а второй — к монотипному новозеландскому роду Hectorella.

Относительно более богата флора о-вов Тристан-да-Кунья, насчитывающая 44 вида сосудистых растений, из которых около 30 эндемичны. Несмотря на бóльшую близость к Южной Африке, чем к Южной Америке, флора области с Южной Америкой связана гораздо теснее. Например, Chevreullia stolonifera (сложноцветное) является общей с ней, а злак Poa flabellata на о. Гоф является магелланским элементом.

На о-вах Сен-Поль и Амстердам насчитывается 17 видов, из которых 7 эндемичны; на о. Принс-Эдуард произрастают 19 видов растений, из которых 2 эндемичны. На о-вах Крозе насчитывается 24 вида, в том числе отсутствующие на о-вах Принс-Эдуард Colobanthus kerguelensis, Montia fontana, Limosella lineate, Ga-

lium antarcticum, Juncus pusillus, Deschampsia antarctica, причем здесь нет ни одного эндемичного вида. Флора о. Кергелен насчитывает 30 видов. По сравнению с флорой о-вов Крозе здесь прибавляются Polypodium vulgare var. eatonii, Ranunculus moseleyi (эндемик), Lyallia kerguelensis (эндемик), Uncinia compacta, Poa kerguelensis и Festuca erecta.

Несмотря на свое географическое положение, флора Кергелена обнаруживает наибольшую близость к флоре Огненной Земли, с которой имеет 17 общих видов. Наконец, на о. Хёрд произрастает всего лишь 8 видов растений: Pringlea antiscorbutica, Colobanthus kerguelensis, Acaena adscendens, Callitriche antarctica, Azorella selago, Deschampsia antarctica, Poa cookii и P. kerguelensis. Эндемичные виды отсутствуют. Единственный вид, который встречается на всех островах,— Callitriche antarctica.

35. Новозеландская область. В область входят острова Новая Зеландия, Стьюарт, Те-Снэрс, Три-Кингс, Лорд-Хау и Болс-Пирамид, Норфолк, Кермадек, Чатем, Антиподов, Кэмпбелл, Окленд и Маккуори.

Эндемичные семейства отсутствуют, но имеется 50 эндемичных родов: Loxsoma (Loxsomaceae), Pseudowintera (Winteraceae), Hectorella (Hectorellaceae), Entelea (Tiliaceae), Hoheria (Malvaceae), Corokia (Escalloniaceae), Ixerba (Brexiaceae), Alseuosmia (Alseusomiaceae), Carmichaelia (Fabaceae, Новая Зеландия и Лорд-Хау), Lophomyrtus и Neomyrtus (Myrtaceae), Plectomirtha (Anacardiaceae, Три-Кингс), Stilbocarpa (Araliaceae, субантарктические острова), Kirkophytum (Araliaceae, Те-Снэрс, Стьюарт и прилегающие островки), Coxella (Apiaceae, Чатем), Lignocarpa и Scandia (Apiaceae), Dactylanthus (Balanophoraceae), Myosotidium (Boraginaceae, Чатем), Parahebe (Scrophulariaceae, род, близкий к Veronica), Negria (Gesneriaceae, Лорд-Хау), Rhabdothamnus (Gesneriaceae), Teucridium (Verbenaceae), Oreostylidium (Stylidiaceae), Pachystegia (Asteraceae, род, близкий к Olearia), Haastia (Asteraceae), Leucogenes (Asteraceae, род, близкий к Helichrysum), Phormium (Liliaceae, Новая Зеландия и Норфолк), Rhopalostylis (Arecaceae, Новая Зеландия, Норфолк и Кермадек), Lepidorrhachis, Hedyscepe и Howeia (Arecaceae, Лорд-Хау), Sporadanthus (Restionuceae, Новая Зеландия и Чатем), Aporostylis (Orchidaceae), Desmoschoenus (Gyperaceae).

Видовой эндемизм флоры Новозеландской области очень высокий. У папоротников эндемизм составляет около 40%, у родов Dicksonia и Cyathea он составляет около 75%. Интересно отметить, что папоротниковая флора Новой Зеландии обнаруживает много общего с умеренной Австралией и Тасманией (около 45%), в то же время имеет удивительно мало общего с флорой антарктической Южной Америки. Из немногих общих элементов укажем Sphaerocionium (Hymenophyllum) ferrugineum (наиболее темные части дождевых лесов Новой Зеландии, Чили и Хуан-Фернандес), Grammitis billardieri (Новая Зеландия, особенно о. Южный, и Восточная Австралия, Южное Чили, Фолклендские о-ва и Кергелен), Blechnum penna-marina (Новая Зеландия, особенно Южные Альпы, Восточная Австралия, Южное Чили, Тристан-да-Кунья, Кергелен, Крозе и Марион, а также Сен-Поль и Амстердам к северу от Кергелена) и Polystichum mohrioides (Окленд и Кэмпбелл, Фолклендские, Южная Георгия, Марион, Амстердам и Южное Чили).

Исключительно высок видовой эндемизм во флоре хвойных, достигающий 100%. Из видовых эндемиков отметим Araucaria heterophylla (Норфолк и Филип), Agathis australis (низменные леса о. Северного, почти от мыса Северного до широты 38°), 7 видов Podocarpus, 6 видов Dacrydium, 3 вида Phyllocladus и 2 вида Libocedrus. Бо́льшая часть этих видов приурочена к Новой Зеландии, но некоторые (бо́льшая часть видов Podocarpus и Dacrydium) произрастают также на о. Стьюарт. Некоторые из новозеландских видов Podocaprus и Dacrydium имеют викарные виды в Чили.

Флора цветковых растений Новозеландской области отличается также высоким видовым эндемизмом (по-видимому, не менее 80%). Наиболее богаты эндемичными видами роды Ranunculus и Clematis (Ranunculaceae), Colobanthus (Caryophyllaceae), Gaultheria (Ericaceae), Dracophyllum (Epacridaceae), Myrsine (Myrsinaceae), Pimelea (Thymelaeaceae), Pittosporum (Pittosporaceae), Alseuosmia (Alseuosmiaceae, эндемичный род), Acaena (Rosaceae), Carmichaelia (Fabaceae, эндемичный род), Metrosideros (Myrtaceae), Epilobium (Onagraceae), Schizellema, Aciphylla и Anisotome (Apiaceae), Gentiana (Gentianaceae), Coprosma (Rubiaceae), Myosotis (Boraginaceae), Euphrasia, Ourisia, Parahebe (эндемичный род) и Hebe (Scrophulariaceae), Celmisia, Olearia, Cotula, Abrotanella, Raoulia, Helichrysum и Senecio (Asteraceae), Astelia (Liliaceae), Luzula (Juncaceae), Uncinia и Carex (Cyperaceae).

По географическим связям виды новозеландской флоры очень разнородны. Основными элементами являются голантарктический (в широком смысле), палеоновозеландский, палеотропический (индо-малезийский, полинезийский и новокаледонский), австралийский, голарктический и космополитный.

Как показывают данные палеоботаники, голантарктический элемент особенно процветал в позднем мелу и палеогене, когда Новая

Зеландия была связана с Западной Антарктикой (Земля Мэри Бэрд). В это время были, в частности, хорошо представлены Araucaria (один вид которого сохранился только на о. Норфолк), Athrotaxis (в настоящее время только в Австралии и Тасмании), Casuarina (полностью отсутствующая в Новозеландской области), а также более разнообразно представлены Nothofugus и Proteaceae. Но уже в позднем мелу (около 80 млн. лет назад) Новая Зеландия начала отходить от Антарктики, и к миоцену ее северная часть вошла в зону субтропического климата. Палеотропический элемент постепенно стал заселять Новую Зеландию с севера через вулканические архипелаги, а в миоцене и позднее — вдоль ныне почти полностью погруженных хребтов Лорд-Хау и Норфолк. В результате в Новую Зеландию проникли такие тропические роды, как Macropiper, Metrosideros, Elaeocarpus, Homalanthus, Dysoxylum, Alectryon, Parsonsia, Avicennia, Elytranthe, пальмы, пандановое Freycinetia, многие орхидные. Ареал голантарктического элемента стал вновь расширяться в плиоцене и особенно в плейстоцене. В плейстоцене же проникли многие голарктические элементы.

Отделение Новой Зеландии от Антарктики и связанной с ней до среднего эоцена Австралии произошло еще до формирования характерной австралийской флоры, поэтому во флоре Новой Зеландии нет таких родов, как Acacia и Eucalyptus, а богато представленное в Австралии семейство Proteaceae имеет в Новой Зеландии только по одному виду родов Knightia (2 других вида в Новой Каледонии) и Persoonia (около 60 остальных видов в Австралии). Поэтому между Австралией и Тасманией и Новой Зеландией гораздо больше общих голантарктических элементов, чем собственно австралийских. С другой стороны, во флоре папоротников, которые древнее флоры цветковых растений, общий элемент между Новой Зеландией и Австралией и Тасманией достигает 40%.

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ ОКЕАНА

Флористические области океана (цветная карта 3 на вклейке) совпадают с зоогеографическими областями, установленными для морских животных.

Наряду с водорослями это относится к морским цветковым растениям, которых насчитывается крайне ограниченное число родов и видов. В морях и океанах флористические области выделяются независимо для прикрепленных (бентосных) растений и свободноплавающих (планктонных) водорослей открытых пространств. Границы их часто не совпадают, так как гидрология и гидрохимия прибрежных и открытых вод могут быть различными; к тому же на распространение планктонных водорослей больше сказываются направление и сила течений. Для прикрепленных водорослей и морских цветковых растений большие открытые пространства океанов и морей часто служат непреодолимым препятствием.

РАСТЕНИЕ И ЧЕЛОВЕК

ДИКИЕ ПОЛЕЗНЫЕ РАСТЕНИЯ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

Человек издавна пользовался значительным числом дикорастущих растений. Они доставляли ему дрова для костров; служили материалом для постройки жилищ и загонов для животных; из растений человек изготовлял рыболовную снасть и орудия для охоты; строил лодки и плоты, плел циновки и корзины, готовил различные бытовые и ритуальные украшения; кормил растениями животных и птиц, выкапывал корни и собирал плоды для получения пищи и лекарств. Человек укрывался в лесах от непогоды, прятался от врагов и хищных животных. Словом, вся жизнь первобытного человека была связана с растениями. И чем разнообразнее был мир растений, окружавших человека, тем шире он использовал растительные богатства для своих нужд.

Впоследствии, когда человек стал выращивать около своих жилищ некоторые из полезных ему растений, т. е. начал заниматься земледелием, он заложил основы растениеводства, хотя продолжал пользоваться дарами дикой природы.

В настоящее время человечество продолжает широко использовать растения для своих нужд. При этом природный растительный покров постепенно изменяется. Уменьшаются площади лесов, увеличиваются безлесные пространства, исчезают и не восстанавливаются некоторые растения, когда-то широко распространенные на Земле. Хотя этот процесс уничтожения первоначальной природной растительности постепенно прогрессирует, тем не менее все еще остаются многие виды растений, продолжающие сохранять большое хозяйственное значение для жизни людей.

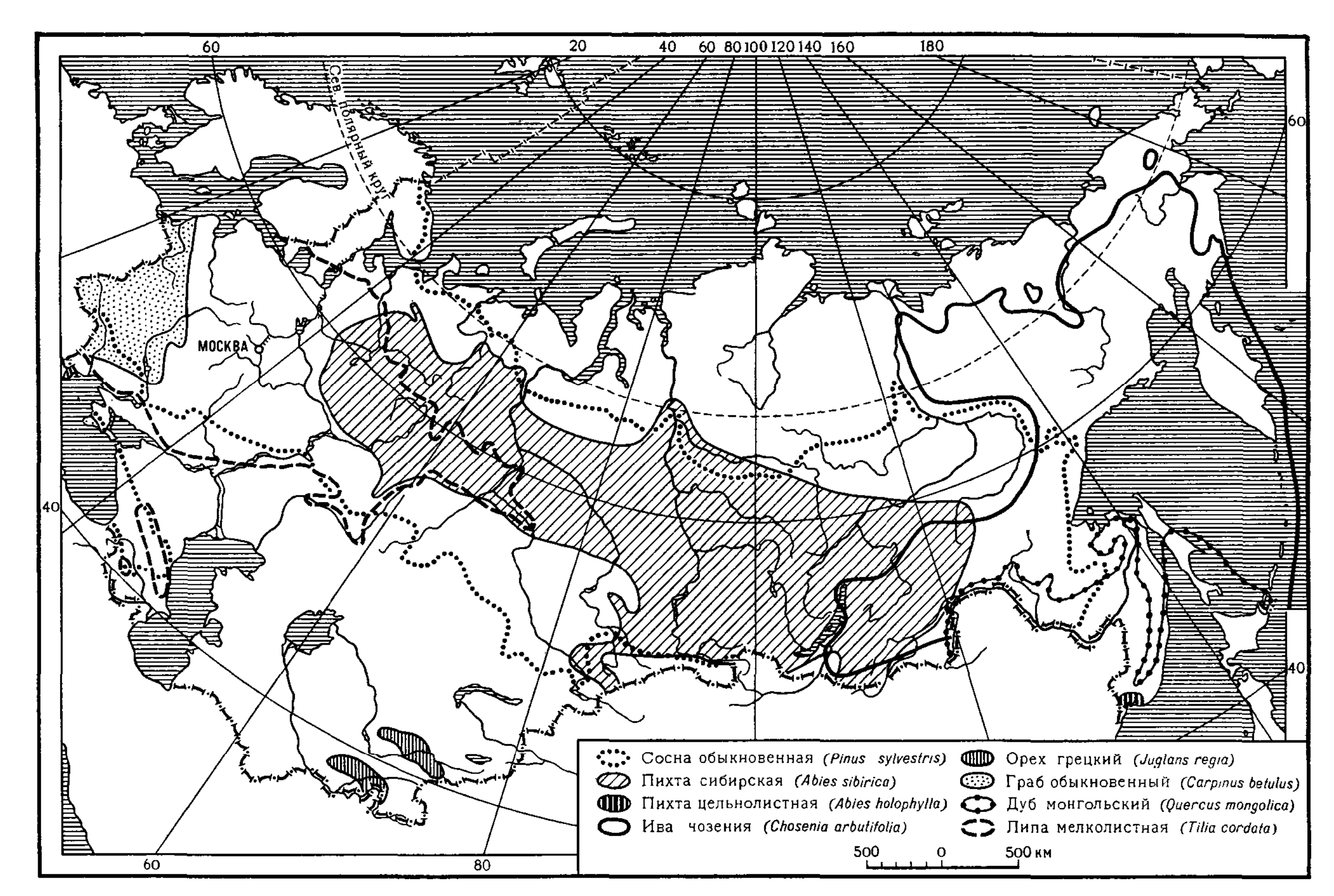
На земном шаре произрастает около 300—500 тыс. высших растений и множество низших. Из этого числа в растениеводческой практике человек использует свыше 2500 видов высших растений. Однако, как отмечал Н. И. Вавилов, 99% всей обрабатываемой территории занимает лишь около 1000 видов.

С развитием земледелия площади, занятые под культурными (и одомашненными) растениями, непрерывно растут. Однако мировой фонд возделываемых растений остается постоянным. Кроме культурных растений, человек использует много диких, главным образом древесных, растений, а также разнообразных многолетних травянистых видов. Значительное число диких растений, встречающихся в лесах или обитающих на безлесных пространствах (в тундрах, лугах, степях, прериях, саваннах), человек применяет для других целей. Он пользуется сочными плодами и орехами для получения пищевых продуктов, добывает эфирные масла и разнообразные душистые вещества, получает грубое и тонкое волокно из листьев и стеблей, производит подсочку для добычи каучука, камедей и смол, собирает сырье, служащее для получения различных лекарственных веществ.

Наиболее богаты полезными растениями страны с тропическим климатом. Меньше всего их растет у крайних пределов материков, прилегающих к полюсам Земли: здесь насчитывается лишь 400—450 видов. Весь растительный покров нашей планеты можно условно разделить на территории, покрытые лесами, и безлесные пространства. Леса на земном шаре, занимающие свыше 4000 млн. *га* и сосредоточенные главным образом в северном полушарии, обла-

Карта 5. Леса земного шара: *1* — хвойные леса, *2* — смешанные леса, *3* — тропические, *4* — недифференцированные горные, *5* — колючие ксерофильные леса и жестколистные кустарники, *6* — ксерофильные кустарники и леса средиземноморского типа, *7* — галерейные леса и рощи.

Карта 6. Засушливые области земного шара: *1* — Сонора, *2* — пустыня туманов Намиб, *3* — Чилийско-Перуанская прибрежная зона, *4* — Карру, *5* — засушливые области Центральной Австралии, *6* — Сахара с Ливийско-Аравийской пустыней.



Карта 7. Распространение древесных пород в СССР.

дают наибольшим числом полезных растений (карта 5).

Значительное число видов растений, используемых человеком, обитает на засушливых (безлесных) территориях: в степях и прериях, саваннах и полупустынях, а также в зарослях разнообразных кустарников. Безлесные пространства свойственны также арктическим тундрам и высокогорьям. И здесь есть различные виды полезных растений, находящие практическое применение в жизни человека (карта 6).

В зависимости от того, как используются дикие полезные растения, их можно условно разделить на следующие основные группы:

1) растения, дающие древесину (дрова, пиломатериалы, крепежный лес, столбы, шпалы, сваи, фанеру, древесную стружку и т. п.);

2) растения, служащие для получения разнообразных веществ, применяемых в различных отраслях промышленности и в медицине;

3) растения, используемые для получения свежих и консервированных пищевых продуктов;

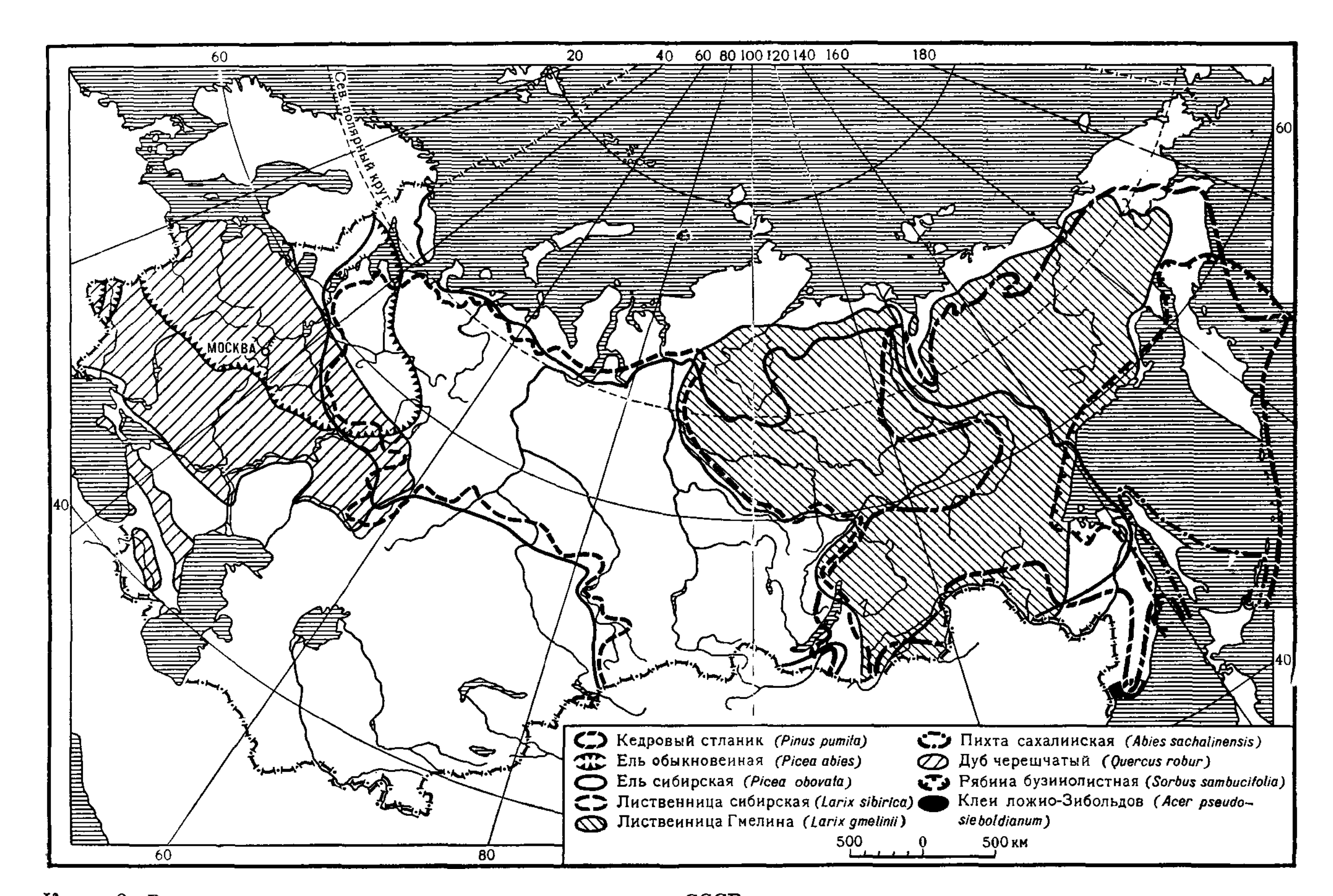
4) растения, дающие свежую и переработанную зеленую массу, используемую на корм животным;

5) растения, употребляющие для декоративных и озеленительных целей, а также для создания защитных покрытий почвы;

6) растения, находящие комплексное использование в зависимости от присущих им свойств и особенностей.

Разные растения используются либо целиком, либо частями: стволы деревьев и кустарников и их кора, корни и корневища, клубни и луковицы, стебли и листья, цветки и соцветия, плоды и семена, галлы на листьях и наросты на стволах (капы), пыльца и споры, сок и различные выделения (натеки смол, камедей и т. п.). Все области применения растений перечислить весьма затруднительно, однако можно говорить о растениях лекарственных и технических, пищевых и кормовых, каучуконосных и гуттаперченосных, слизедающих и камеденосных, жирномасличных и эфирномасличных, дубильных и красильных, волокнистых и плетеночных и т. п.

Многие сферы применения растений с течением времени и в связи с развитием техники и промышленности постепенно меняются или утрачивают свое значение. Например, в связи с получением многих более дешевых синтети-



Карта 8. Распространение деревьев и кустарников в СССР.

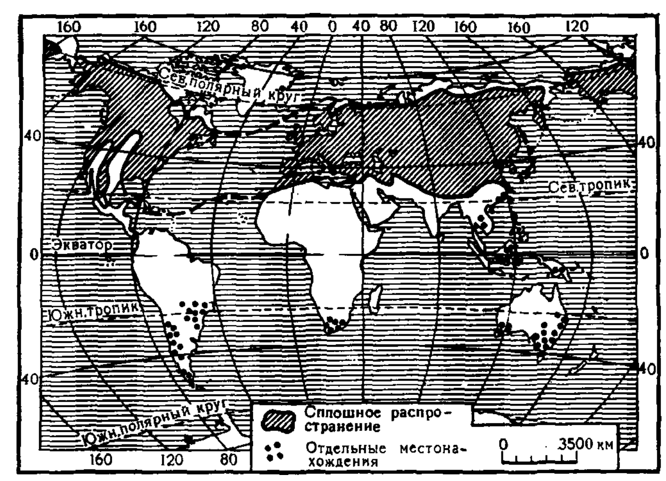
ческих материалов (искусственный каучук, синтетические смолы, искусственное волокно и т. п.) часть полезных растений либо перестала вовсе интересовать человека, либо получила новое применение.

Среди диких полезных растений мира наибольшее значение имеют разнообразные древесные породы (карты 7 и 8), древесина которых во все возрастающих размерах используется во многих отраслях хозяйства. Страны северного полушария производят преимущественно заготовку древесины хвойных, а южного — лиственных пород.

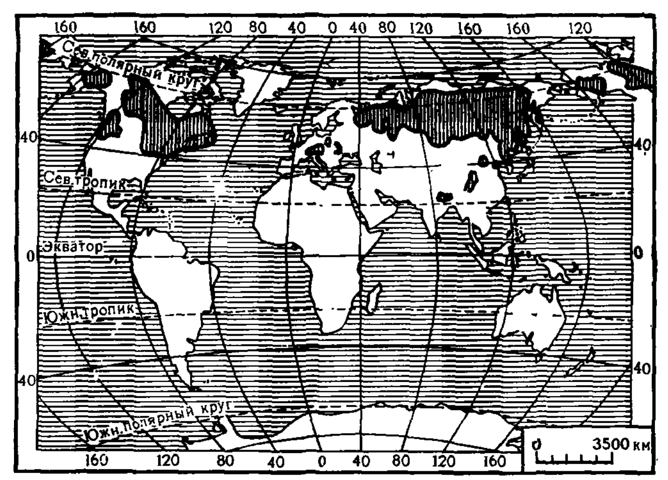
К хвойным породам (карта 9), имеющим наибольшее экономическое значение, относятся разнообразные виды елей, нередко образующие леса. Это ель обыкновенная (Picea abies), распространенная в Скандинавии, Северной Европе, Европейской части СССР и Сибири; ель ситхинская (P. sitchensis), встречающаяся в Канаде и США (на Аляске); ель белая (P. canadensis) и ель красная (P. rubra), характерные для Канады и США; ель черная (P. mariana), имеющаяся на Аляске. Второе место занимают сосны. Из них необходимо отметить обыкновенную сосну (Pinus sylvestris), распространенную на севере Западной Европы, в Европейской части СССР и Сибири; сосну Банкса (P. banksiana), образующую леса в Канаде и США; сосну желтую (P. ponderosa), типичную для США; сосну кедровую (P. sibirica), составляющую основу так называемых кедрачей в Сибири, и др.

Для получения древесины различного назначения употребляются виды лиственницы (карта 10): лиственница европейская (Larix decidua), ареал которой находится в Европе; лиственница американская (L. americana), обитающая в Канаде и США; лиственница сибирская (L. sibirica), распространенная преимущественно в Сибири; лиственница даурская (L. daurica) и другие виды этого рода. Некоторое экономическое значение имеют также виды пихты: пихта бальзамическая (Abies balsamea), растущая в Канаде; пихта сибирская (A. sibirica), образующая леса в Сибири, на Алтае и в Саянах, а также другие виды.

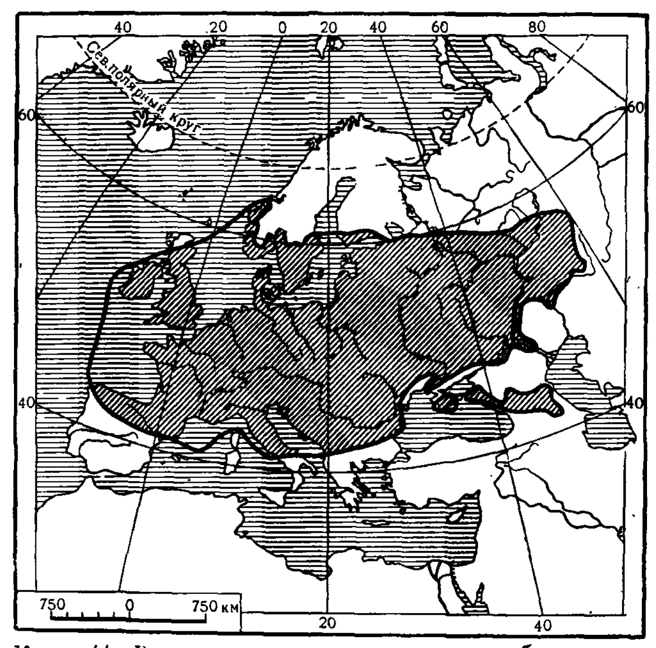
Из других хвойных можно отметить тсугу западную, или хемлок (Tsuga heterophylla), тсугу канадскую (T. canadensis), тсугу горную (T. mertensiana), распространенные в Канаде и США (на Аляске); псевдотсугу тисолистную



Карта 9. Распространение хвойных.



Карта 10. Распространение лиственницы.



Карта 11. Распространение черешчатого дуба.

(Pseudotsuga taxifolia), характерную для Канады и США; секвойю (Sequoia sempervirens), представленную в США, и кипарисовник нутканский (Chamaecyparis nootkaensis), встречающийся в Канаде. Из хвойных, области распространения которых расположены южнее, можно указать ряд сосен, образующих леса на юге Центральной Америки (Pinus palustris, P. virginiana), в Южной Европе (P. cembra, P. pinaster, P. pinea и др.), а также встречающихся на Кубе (P. caribaea), в Малой Азии (P. halepensis) и др.

Экономическое значение имеют также пихта Нордманна (Abies nordmanniana), обитающая на Кавказе; ливанский кедр (Cedrus libani), образующий леса в горах Ливана; гималайский кедр (C. deodara), характерный для Гималаев; куннингамия ланцетная (Cunninghamia lanceolata), встречающаяся в Восточной Азии; виды арчи (Juniperus), образующие преимущественно редкоствольные леса на Кавказе, юге Европы и в странах Средней и Передней Азии, а также множество других пород деревьев.

Наряду с хвойными породами практически ценную древесину дают разнообразные лиственные породы. Это — поставщики мягкой и твердой, окрашенной и цветной, тяжелой и легкой древесины.

Из лиственных древесных растений, имеющих наибольшую ценность, отметим разнообразные виды дуба: дуб черешчатый (Quercus robur), характерный для стран Европы (карта 11); дуб красный (Q. rubra), встречающийся в США; дуб белый (Q. alba) и дуб каштановый (Q. prinos), распространенные в США; дуб каштанолистный (Q. castaneifolia), обитающий в горах Талыша (Южное Закавказье) и на склонах Эльбурса (Иран); дуб грузинский (Q. iberica), характерный для Закавказья, и множество других видов этого рода.

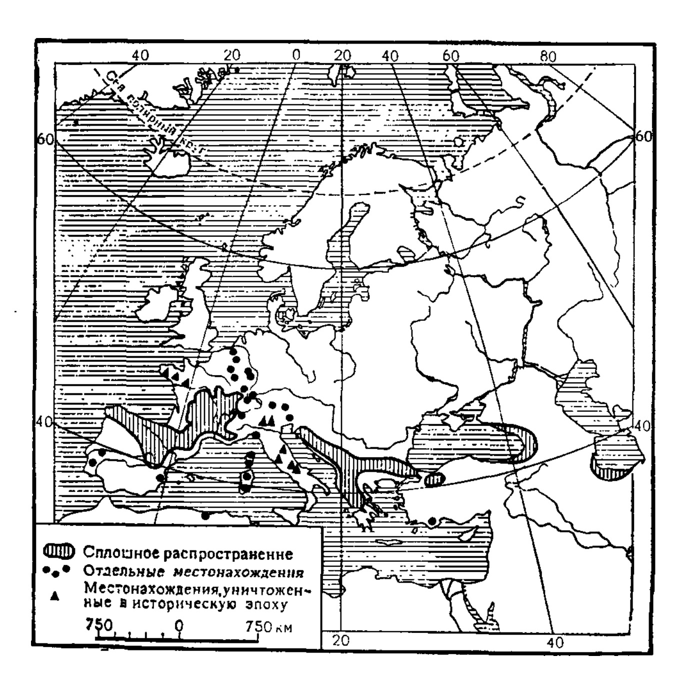
Кроме дубов, практическое значение имеют виды бука (Fagus), ясеня (Fraxinus), липы (Tilia), клена (Acer), березы (Betula) и др.

В мировой торговле большим спросом пользуются разнообразные окрашенные древесины, употребляющиеся для получения мебельной и декоративной фанеры. Это красное дерево, например, махагони (Swietenia macrophylla), добываемое в Южной Америке; зеленое дерево (Ocotea roiaci), также встречающееся в Южной Америке; черное дерево (виды рода Diospyros), поставляемое странами Африки и Восточной Азии; тиковое дерево (Tectona grandis) — обитатель тропических лесов Восточной Азии и т. д.

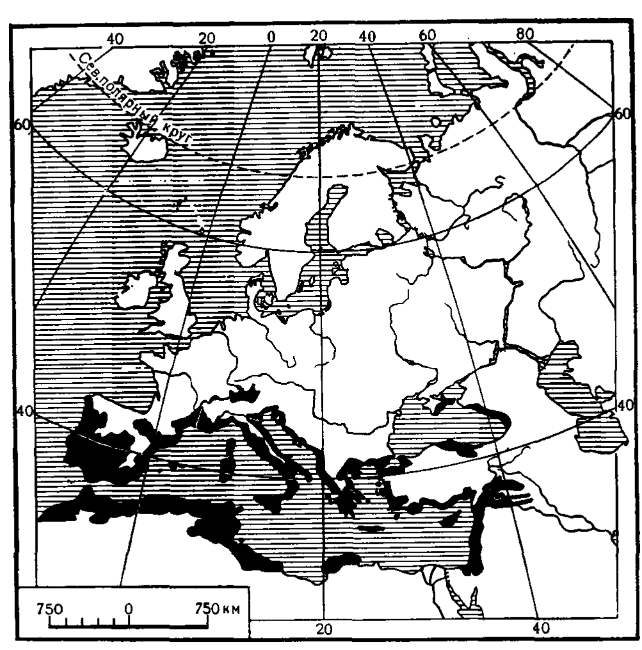
Из древесин, обладающих высокой твердостью, следует отметить разнообразные сорта железного дерева, например древесину парро-



Рис. 80. Эвкалипты.



Карта 12. Распространение самшита.



Карта 13. Распространение маслины.

тии персидской (Parrotia persica), образующей леса в Талыше и на склонах хребта Эльбурс (Иран). Твердую древесину дает Phoebe porosa, растущая в Аргентине, Уругвае и Парагвае, а также самшит (Buxus sempervirens), обитающий в Южной Европе, Северной Африке и на Кавказе (карта 12). Древесина самшита употребляется для разнообразных поделок и известна как «кавказская пальма». Одну из наиболее легких древесин дает бальса (Ochroma lagopus), встречающаяся, например, в Мексике и Боливии. Древесина бальсы послужила Т. Хейердалу для изготовления плота «Кон-Тики».

Многие из перечисленных хвойных, а также лиственных деревьев не только используются для заготовки строительной и поделочной древесины, но и служат также источниками получения других разнообразных продуктов и веществ. Из хвойных получают древесную и бумажную массу, целлюлозу, искусственную шерсть; из лиственных пород — пробку, каучук и гуттаперчу, смолы и камеди, эфирные и жирные масла, органические кислоты и сахар, дубильные экстракты и красящие пигменты и т. д. Лучшую пробку получают из пробкового дуба (Quercus suber), образующего леса в странах Средиземноморья и культивируемого в ряде стран Европы и Северной Африки. Пробку также продуцируют бархатное дерево (Phellodendron amurense), распространенное в лесах Дальнего Востока и Северо-Восточного Китая; киельмейера (Kielmeyera coriacea), обитающая в Бразилии (бассейн Амазонки), и др.

Наиболее известными каучуконосными растениями являются гевея бразильская (Hevea brasiliensis), растущая в тропических лесах Бразилии и широко культивируемая в ряде стран тропического пояса мира; кастиллоа, или каучо (Castilloa), происходящая из Южной Америки, каучук которой употреблялся для пропитки плащей в Бразилии, Эквадоре и Перу; балата (Manilkora sp.), растущая в Колумбии и Венесуэле и служащая источником получения каучука специального назначения; различные фикусы (виды рода Ficus), обитающие в ряде тропических стран мира; гуттаперчевое дерево (Eucommia ulmoides) родом из Восточной Азии (Китай); виды бересклета (Euonymus) из Европы, продуцировавшие гуттаперчу, ныне замененную синтетическими пластическими веществами, и др.

Для получения ценных смол, находящих широкое применение в производстве лаков, используют копаловое дерево (Copaifera demensei), дающее копал; каллитрис, или сандараковое дерево (Callitris guadrivalvis), обитающее в лесах Туниса, Алжира и Марокко и продуцирующее сандарак; гименея (Hymenaea courbaril), распространенная в Бразилии и Венесуэле, из коры которой получают, как из Copaifera, копаловую смолу; шорея, или сал (Shorea robusta), образующий островные леса в Индии и дающий ценную смолу, и т. д.

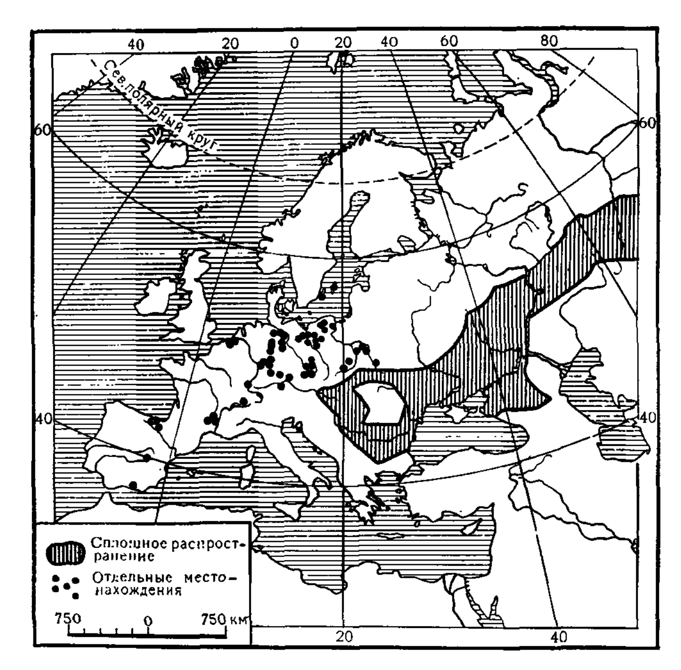
Наиболее важными камеденосными растениями являются трагакантовые астрагалы (род Astragalus из секции Tragacantha), образующие

трагакантники в ряде стран Средней и Передней Азии, а также на Балканском полуострове. Наиболее ценной трагакантовой камедью считается продукт, получаемый в Иране, Сирии и Турции и служащий предметом вывоза. Камеди также дают многие плодовые деревья (вишня, слива, абрикос, персик), лох (Elaeagnus) и др. Камедеобразные вещества получают и из некоторых морских водорослей.

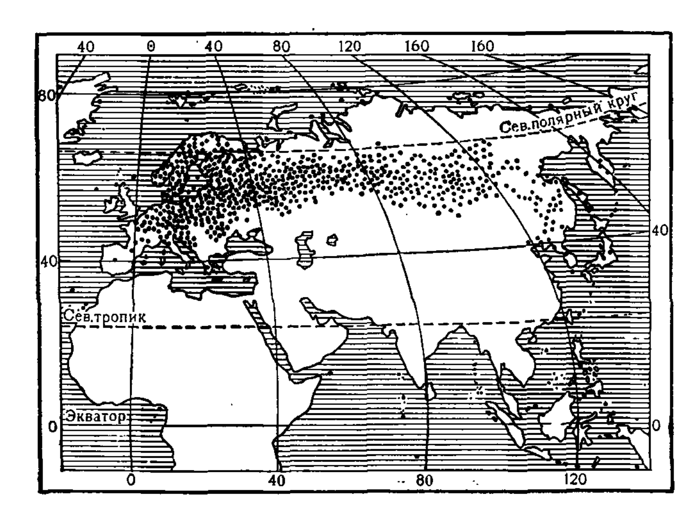
Многие дикие растения служат источником получения разнообразных душистых веществ, которые используют в качестве сырья в производстве мыла, парфюмерных изделий, а также продуктов, употребляемых в пищевой промышленности и медицине. Наиболее ценны из них (кроме культивируемых розовой герани, казанлыкской розы, мускатного шалфея, лимонного сорго и др.) многочисленные виды семейств зонтичных, губоцветных, сложноцветных (полыни) и др., произрастающих в разных частях Земли.

Жирные (пищевые и технические) масла широко используются во всем мире. К главнейшим диким жирномасличным растениям относятся многие хвойные, богатые маслом семена (орехи) которых дают различные кедровые сосны (Pinus sibirica, P. koraiensis и P. cembra, P. pinea); плоды оливкового дерева (Olea europaea), ареал которого связан со странами Средиземноморья (карта 13). Жирное масло добывают и из грецкого ореха (Juglans regia), дикорастущего в Средней Азии, на Кавказе, а также из других видов этого рода, обитающих в странах Восточной Азии, Средней и Южной Америки. Ценное пищевое масло получают из бразильского ореха (Bertoletia excelsa), встречающегося в лесах Бразилии; «райского ореха» (Lecythis sp.), распространенного в Бразилии и Гвиане; кариокара, или пекии (Caryocar sp.), произрастающего в Бразилии; масличной пальмы (Elaeis guinensis), дикорастущей в Тропической Африке и культивируемой во многих странах мира, и множество других растений. Лучшее техническое масло получают из тунга (Aleurites cordata и A. fordii), дикорастущего в странах Восточной Азии (Китай, Япония).

Весьма ценное сырье, используемое в дубильно-экстрактовой промышленности, получают из коры и древесины многих дубов (Quercus), коры обыкновенной ели и ивы (Salix), а также из корней некоторых травянистых многолетних растений (Polygonum coriarium, P. alpinum и др.), образующих заросли в горах Средней Азии и отчасти Европы. Дубильным сырьем мирового значения служат бобы дивидиви (Dibidibia coriaria), распространенной в Колумбии и Венесуэле; квебрахо белое, или квебрачо (Aspidosperma quebracho blanko), растущее в Бразилии; квебрахо красное (Schinopsis sp.), встречающееся в Аргентине, Парагвае, Бразилии и Боливии; черный мангр (Avicennia marina), обитающий в мангровых зарослях Южной Америки; красный мангр (Rhizophora mangle), образующий мангровые заросли в ряде тропических стран мира; виды эвкалипта (Eucalyptus), преимущественно крупные деревья, составляющие леса Австралии; австралийские акации (Acacia), кора которых содержит много танидов; валлоновый дуб (Quercus aegylops), встречающийся в странах Передней Азии, Северной Африки и Южной Европы и дающий ценное дубильное сырье.



Карта 14. Распространение горицвета.



Карта 15. Распространение ландыша.

К дубильным растениям примыкают растения красильные, которые продолжают иметь некоторое экономическое значение. Из них назовем кампешевое дерево (Haematoxylon campechianum), произрастающее в Центральной Америке и на Антильских островах; хлорофору красильную (Chlorophora tictoria), которая встречается в Южной Америке; бразилетто (Quilandina), обитающее в лесах Бразилии; индигоноску (Indigofera tinctoria), встречающуюся только в культуре в Италии, Индии, на Шри Ланка, в Китае и Индокитае, а также в Египте и Южной Америке. Множество красильных растений в свое время использовалось в ковровом производстве Ирана, Афганистана, а также Закавказья. Из пищевых красильных растений необходимо упомянуть аннато (Bixa orellana) и куркуму (Curcuma).

Большое значение для практики имеют разнообразные лекарственные растения, применяемые в европейской, американской и восточной медицине. История их применения насчитывает 5—7 тыс. лет, а число используемых видов достигает 12 тыс. Из наиболее важных упомянем хинное дерево (Cinchona succirubra), дикорастущее в Бразилии; женьшень (Panax gunseng), растущий в лесах Дальнего Востока и в Китае; раувольфию змеиную (Rauvolfia serpentina), характерную для подлеска тропических лесов Восточной Азии; пилокарпус (Pilocarpus pennatifolius), распространенный в лесах Южной Америки; красавку, или белладонну (Atropa belladonna), встречающуюся в лесах Европы, в Малой Азии, на Кавказе; солодку (виды рода Glycyrrhiza), образующую заросли в Средней Азии, на Кавказе, в Европейской части СССР, в Сибири и других местах; ландыш (Convallaria majalis), растущий в лесах Европы, Европейской части СССР (карта 15); горицвет (Adonis vernalis), растущий в степной полосе Европы и Европейской части СССР (карта 14), и т. д.

Кроме перечисленных растений, имеющих хозяйственное значение в ряде стран мира, упомянем о волокнистых растениях (например, Agave sisalana), плетеночных (разнообразные бамбуки), инсектицидных, пищевых, пряно-ароматических, кормовых, медоносных, а также декоративных (парковых, садовых и комнатных), почвопокровных и т. д.

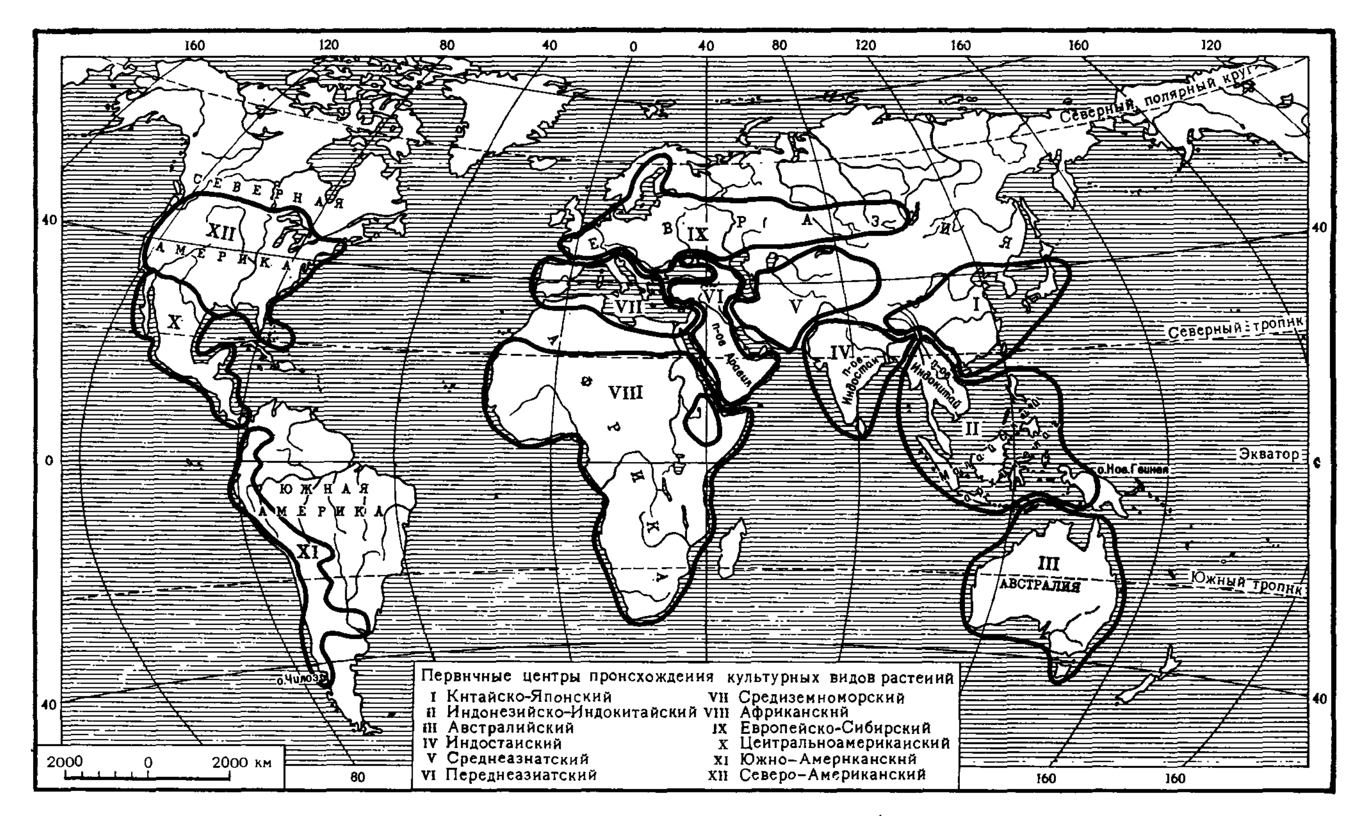
Все эти растения вместе с основными культурными и культивируемыми видами составляют растительные богатства мировой флоры.

КУЛЬТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ

Возделываемые растения на земном шаре — это преимущественно покрытосеменные (цветковые) растения. Они претерпели разностороннюю генетическую, физиологическую и биохимическую эволюцию. Многие органические соединения свойственны покрытосеменным и несвойственны мохообразным, теломофитным и голосеменным растениям. От покрытосеменных человечество получает изобилие различных углеводов, белков (содержат наиболее ценные аминокислоты), жирных масел, органических кислот, витаминов, глюкозидов, алкалоидов и пр. Растения являются основным источником корма домашних животных, волокна, каучука, гуттаперчи, пробки. Человек получает из культурных растений хлеб, сахар, фрукты, овощи, чай, кофе, вино, а также молоко, масло, сыр, яйца, мед, ибо животные продукты — это результат переработки растений. Мебель, одежда, книги, писчая бумага изготовляются из растительных материалов. На основе изучения свойств двудольных и однодольных растений совершается развитие человечества. Трудно представить себе высокий уровень материальной обеспеченности человека, если бы он вынужден был довольствоваться только хвойными деревьями, папоротниками, хвощами и мхами. Даже домашний скот не поедает эти растения.

Насекомые-опылители, птицы и млекопитающие развивались одновременно с покрытосеменными. Природа как бы заранее «подготовила» человеку обширную арену для его труда и развития: он нашел вокруг множество разнообразных полезных растений. В труде человеку пришлось осуществлять великую миссию познания, одомашнивания и совершенствования растений. Собирательство предшествовало одомашниванию растений и животных. Пищу первобытный человек добывал охотой, рыболовством, сбором плодов, семян, корней, клубней, луковиц диких растений.

Растениеводство возникло одновременно в Старом и Новом Свете за 7 — 8 тыс. лет до нашей эры. Процесс одомашнивания первоначально происходил независимо в географически обособленных областях земного шара на всех пяти континентах и, конечно, на видах окружающей флоры. Флористический состав одомашниваемых видов был эндемичным для больших географических территорий, иными словами, использовалась отечественная флора. В наиболее трудном положении оказались коренные жители изолированной Австра-



Карта 16. Происхождение культурных видов растений (по *П. М. Жуковскому*).

лии, так как пищевые растительные ресурсы ее были ограниченными и неполноценными (например, почти не было сахароносных растений). В процессе расселения покрытосеменных растений на земном шаре определились ботанико-географические и генетические центры происхождения растений, пригодных для одомашнивания.

Разнообразные культурные растения имеют различную давность и различное происхождение, поэтому географически изолированные первичные цивилизации имели эндемичный состав одомашненных растений.

Неравноценность континентов и их отдельных областей отражалась на общем материальном развитии местных народностей.

Достаточно напомнить, что Америка в очень древнее время после ледникового периода неоднократно заселялась переселенцами из Азии через Аляску. Но Америка до XVI в. не имела культуры пшеницы, ячменя, ржи, овса, риса (рис. 81) и других ценных растений, а из одомашненных крупных животных там жила только лама.

В истории человеческих цивилизаций наступил и возрастал период сухопутных (часто караванных) и морских сообщений и материальных связей между разными географическими цивилизациями. Это сопровождалось распространением семян и плодов эндемичных одомашненных растений, так что порою было трудно определить родину культурного вида. В процессе становления и расширения ареалов высших растений определились ботанико-географические и генетические центры происхождения культурных растений. Одомашнивание растений в различных географических условиях сопровождалось такими естественными закономерностями эволюции, как мутации различного типа, полиплоидия и интрогрессия при естественной гибридизации. Открытие генцентров происхождения культурных растений, а также установление первичных и вторичных центров разнообразия принадлежит Н. И. Вавилову. Эта работа продолжена и уточнена (карта 16) П. М. Жуковским.

Наибольшее число возделываемых растений и одомашненных животных дала Азия, занимающая почти одну треть всей суши и имеющая ныне более 53% населения земного шара; при этом 47% населения Азии сосредоточено в ее южной и юго-восточной частях. Происхождение азиатских культурных растений связано с современными территориями Восточной Азии (Китай, Япония), Индостан, Индокитай, Малайский архипелаг (Индонезия), Центральная, Средняя и Передняя Азия.



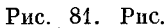


Рис. 81. Рис.



Рис. 82. Просо.

К и т а й не подвергался оледенению и после триаса не заливался океаном. Его древняя флора развивалась сравнительно беспрепятственно. Много третичных элементов сохранилось до настоящего времени, поэтому во флоре Китая преобладают деревья и кустарники, в том числе более 300 эндемичных родов (среди них Tladiantha, Chaenomeles, Poncirus, Sasa, Phyllostachys).

Мировое растениеводство обязано В о с т о ч н о й А з и и происхождением многих одомашненных видов. Таковы культурный рис эндемичного типа, многорядные ячмени с короткой прочной соломиной, короткоостистые и безостные, с пленчатым зерном (выделенный в самостоятельный подвид Hordeum vulgare ssp. humile), голозерные ячмени, просо (рис. 82), чумиза, пайза, голозерные овсы, фасоль адзуки (Pha-

seolus angularis), соя, редька (Raphanus sativus), эндемичные виды Brassica, виды лука (Allium macrostemon, A. chinense), многие виды яблони (Malus baccata, M. rockii, M. hupehensis, M. prunifolia и др.), многие виды груши (Pyrus bretschneideri, P. ussuriensis, P. pyrifolia и др.), большое разнообразие дикого и культурного абрикоса (Armeniaca vulgaris), культурного персика (Persica vulgaris) и некоторые дикие виды Persica, очень ценные культурные виды сливы (Prunus simonii, P. salicina), большинство видов рода Cerasus (кроме культурной обыкновенной вишни C. vulgaris). Китай — родина восточной хурмы (Diospyros kaki), унаби (Zizyphus jujuba), многих видов померанцевых (род Fortunella, Poncirus trifoliata, Citrus junos, Citrus ichaugensis), возможно, апельсина (Citrus sinensis), родина многих видов тутового дерева (Morus), многих видов актинидии (Actinidia) (рис. 83), китайского сахарного тростника (Saccharum chinense), чайного дерева (Thea sinensis), тунгового дерева (Aleurites fordii), коротковолокнистого хлопчатника (Gossypium arboreum var. nanking.), камфарного лавра (Cinnamomum camphora), ряда видов бамбука и многих других. Мировое растениеводство использовало многие виды с их родины в Китае.

Культурные растения Японии в основном позаимствованы из Китая, но имеется много эндемичных возделываемых древесных пород. Селекция достигла в Японии очень высокого уровня даже травянистых культурных растений, прежде всего риса, ячменя, сои, знаменитой гигантской редьки горы Сакурадзимы. С другой стороны, в Японии географически обособились гены карликовости культурных хлебных злаков (DW_1, DW_2, DW_3) — пшеницы, ячменя, ржи, риса и др. Особенно знаменита Япония селекцией цитрусовых (мандаринов и апельсинов), построенной на генетических основах, на использовании почковых мутаций и рекомбинаций.

Южная Азия (с островами Малайского архипелага) является первичным ботанико-географическим и генетическим центром эндемичных форм культурного и ряда диких видов риса, хлебного дерева (Artocarpus integer и др.), естественных триплоидных и тетраплоидных форм банана (Musa balbisiana, M. acuminata и их гибридов), кокосовой пальмы (Cocos nucifera), сахарной пальмы (Arenga saccharifera), саговой пальмы (Metroxylon sagu), дикого сахарного тростника (Saccharum robustum, S. spontaneum) и культурного (Saccharum officinarum), помпельмуса (Citrus maxima), дуриана (Durio zibethinus), манильской пеньки (Musa textilis), ямса (виды Dioscorea), таро (Colocasia esculenta), наиболее крупных высокорослых видов бамбука (Dendrocalamus, Gigantochloa).

Богатая флора Австралии на 75% эндемична. Она дала самые быстрорастущие древесные породы — эвкалипты и акации. Но она бедна дикими съедобными растениями, особенно с сочными плодами. Оседлого растениеводства в древней Австралии не было, как и скотоводства. И сейчас ее посевная площадь составляет всего 2% территории. Однако необходимо выделить Австралию в самостоятельный ботанико-географический первичный генцентр исходного материала для использования в селекции. Ныне здесь установлено 9 дикорастущих видов хлопчатника, более 650 видов эвкалипта (Eucalyptus), 21 дикорастущий вид табака (Nicotiana), несколько видов диких померанцевых (роды Eremocitrus и Microcitrus), несколько диких видов риса (Oryza), около 400 видов акации (Acacia), очень ценное «орехоплодное» растение (Macadamia ternifolia).

Одомашнивания диких растений из флоры Австралии не было даже после первой высадки на ее восточном побережье знаменитого Кука в 1770 г., назвавшего свою бухту «Ботанической». Растениеводство Австралии построено почти полностью на чужеземных по происхождению культурных растениях.

Исключительная роль в происхождении культурных растений принадлежит Гималаям и гигантскому субконтиненту Индостану, занимающему площадь 4 095 000 *км²*. Здесь можно различить три географические зоны: Гималайское горное поднятие протяженностью 2400 *км*, Индо-Гангская равнина и плоскогорье Декан.

Южные склоны Гималаев заняты древесной растительностью, сформировавшейся под влиянием юго-западных муссонов. В горных лесах обычны дикие виды яблони, померанцевых, рододендрона, камелии, чайного дерева, бамбука, банана и др. (рис. 84, 85).

Индо-Гангская равнина покрыта плантациями культурных растений мирового значения — это рис, сахарный тростник, джут, масличный лен, кунжут, арахис, чай, табак (второе место в мире), опийный мак, кофе, банан, ананас (рис. 86), кокосовая пальма, черный перец и др.

Плоскогорье Декан — возвышенное плато со средней высотой 800 *м* над уровнем моря; оно имеет наклон к юго-востоку. Леса занимают 15% территории Декана (на Индостане они покрывают площадь в 44 млн. *га*). В верхнем течении Брахмапутры находится штат Ассам — один из основных очагов происхождения и широкой культуры чайного дерева, апельсина (рис. 87) и лимона, риса, сахарного

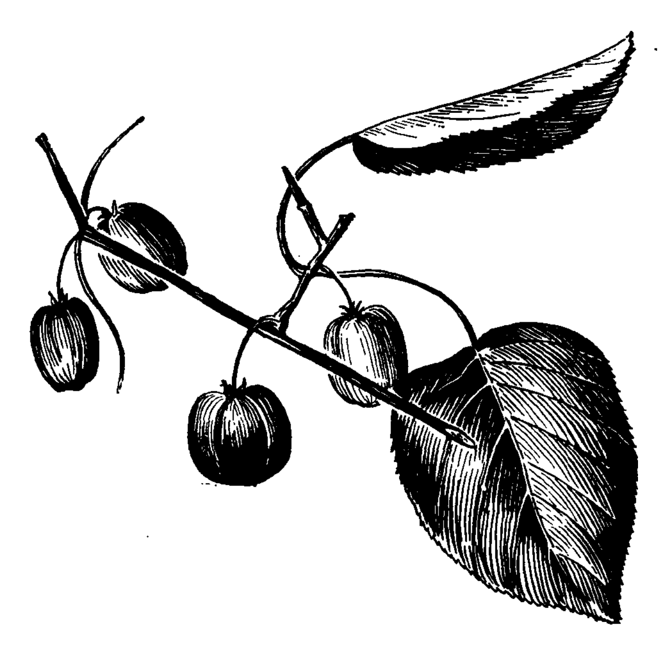


Рис. 83. Актинидия.

тростника, диплоидного коротковолокнистого хлопчатника.

Индостан можно считать родиной шарозерной пшеницы (Triticum sphaerococcum), индийского подвида риса, дагуссы (Eleusine indica), некоторых старосветских видов фасоли (Phaseolus aconitifolius, Ph. mungo (маш), Ph. aureus, Ph. calcaratus), видов Lablab (долихос), баклажана (Solanum melongena), огурца (Cucumis sativus), люффы (Luffa acutangula), сахарного тростника (Saccharum officinarum, S. barberi), джута (Corchorus capsularis), кенафа,

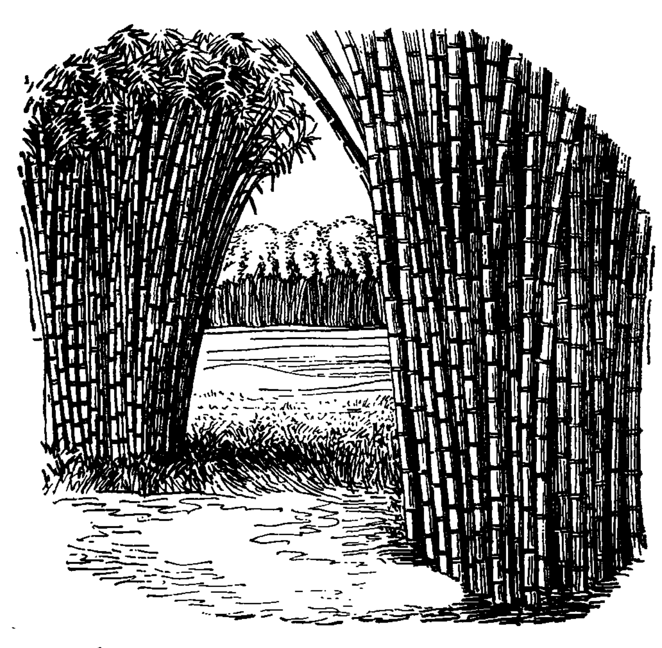


Рис. 84. Бамбук.

или индийской конопли (Cannadis indica), бетеля (Piper betle), ареки (Areca catechu). Для Декана характерны огромные площади сорго (но оно происходит из Африки).

Индостанский генцентр происхождения имел огромное влияние на развитие растениеводства древних Египта, Шумера и Ассирии, т. е. еще за несколько тысяч лет до нашей эры, как показали раскопки в Мохенджодаро.

Существенным ботанико-географическим центром происхождения культурных растений надо считать Среднеазиатский, объединяющий Афганистан, Таджикистан, Узбекистан, Западный Тянь-Шань и Туранскую низменность. В этом центре возникли специфические популяции гексаплоидной пшеницы (так называемые inflatum и compactum), мелкосемянные формы культурных бобовых (гороха, нута, чечевицы, конских бобов), люцерны, масличного льна, первичных типов моркови, репчатого лука. Особый интерес представляют плодовые растения этого центра. Жители с давних времен в широком масштабе возделывали здесь плодовые культуры, особенно абрикос и виноград, грецкий орех, фисташку, лох, миндаль, гранат, инжир, дикие виды яблони, а также издревле культурный персик.

Древнее население Согдианы (от которой образовался Таджикистан) не могло возделывать сахарный тростник из-за климатических условий, а сахарной свеклы еще не было в мировом растениеводстве. Источником сахара для них служили сушеные зрелые плоды абрикоса и винограда (изюм). Согдианцы производили отбор абрикоса на сахаристость и вывели такие сорта, плоды которых подвяливались на самом дереве (чтобы избежать искусственной сушки), без опадения и порчи, а содержание сахара в сушеных плодах абрикоса достигло 70%. Дикий абрикос и сейчас в изобилии произрастает в горах Средней Азии. Виноград же завезен с запада древними арабами. Огромных успехов в Средней Азии достигло одомашнивание и искусственное выведение лучших в мире сортов дыни. Это не только источник сахара, но и основная пища в летние и осенние месяцы. Чарджуйские дыни в подвешенном состоянии сохраняются в течение всей зимы в закрытом от солнца помещении.

Передняя Азия приобрела выдающееся значение как обширный ботанико-географический центр происхождения культурных растений. Территория в совокупности охватывает Иран, Ирак, Закавказье, Малую Азию, историческую область Палестину.

Этот генцентр известен как природная арена происхождения пшениц, их одомашнивания и генетической эволюции; культурных двурядных ячменей, отчасти дикого и культурного гексаплоидного овса; первичного культур-

ного гороха; видов дикой ржи (Secale montanum, S. kuprianovi), сорной полевой ржи (Secale segetale) и культурной ржи (S. cereale); многостебельных, ветвистых от основания, культурных форм льна (Северная Малая Азия, Колхида), гороховидного нута (Cicer arietinum), нескольких видов люцерны, лука-порея (Allium porrum), культурных дынь (ssp. cassaba, ssp. cantalupa, ssp. adana), вероятно, первичным центром финиковой пальмы. Этот центр был родиной айвы (Cydonia oblonga), алычи (Prunus cerasifera), домашней сливы (Prunus damestica), кавказской яблони (Malus orientalis), черешни (Cerasus avium), каштана (Castanea sativa), кизила (Cornus mas), мушмулы (Mespilus germanica). Здесь в диком состоянии широко распространены виды рода Aegilops, сородичи пшеницы. Дикие пшеницы однозернянки (Triticum boeoticum и Tr. thaoudar) еще сохранились на Аравийском п-ове и в Месопотамии, а дикая двузернянка (Tr. dicoccoides) — в Палестине. Ни в одной стране мира не существует столь большого, исторически сложившегося числа видов пшеницы, как в Закавказье, причем почти половина этих видов является эндемичными: Triticum timopheevi, T. araraticum, T. macha, T. zhukovskyi, T. persicum, Tr. palaeo-colchicum, T. vavilovii. В Закавказье завершился процесс происхождения культурной ржи (Secale cereale) от сорно-полевой (S. segetale), засоряющей и в настоящее время посевы пшеницы. По мере продвижения пшеницы на север засорявшая ее рожь, как более зимостойкое и неприхотливое растение, вышла в чистую культуру. Произошло сочетание естественного и искусственного отборов.

Средиземноморский ботанико-географический центр происхождения культурных растений — один из древнейших. Восточно-средиземноморские области (территория исторической области Палестины) относятся к Передней Азии, но связаны и со Средиземьем. Южные области (АРЕ, Ливия, Тунис, Алжир и Марокко) значительно отличаются от северных территорий (Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова), но все Средиземье имеет общие экологические закономерности: субтропический зимний вегетационный период, арену эволюции тетраплоидных пшениц, крупносемянность культурных злаков, пищевых бобовых, льна и ряда других одомашненных растений. Однозернянки здесь не только дикие, но и культурные; выращивают их в Испании (где площадь под ними около 120 000 *га*) специально на корм мулам и свиньям. Дикая двузернянка (Triticum dicoccoides) обитает среди дубовых разреженных лесов на территории, принадлежащей исторической области Палестине.

В Средиземье возделывают тетраплоидные виды пшеницы. Широко распространены здесь пленчатые двурядные и многорядные ячмени. Средиземье — первичный очаг разнообразия и эволюции овсов. В диком и одомашненном состоянии сохраняется диплоидный вид Avena strigosa. Культура его исторически укрепилась в Испании (Галисии). Этот вид приурочен к песчаным почвам; он обладает генетическим иммунитетом к грибным болезням. Восточное Средиземье — родина дикого гексаплоидного овса (Avena sterilis). Здесь он был одомашнен, и в популяциях, вероятно путем мутаций, определился культурный вид Avena byzantina. Оба эти вида обладают генетическим иммунитетом к корончатой ржавчине (Puccinia coronata).

Средиземье стало ботанико-географическим центром одомашнивания произраставших в диком состоянии старосветских видов люпина (Lupinus albus, L. thermis, L. angustifolius, L. luteus, L. pilosus), дикорастущего льна (Linum angustifolium) и происшедшего от него культурного L. usitatissimum (древний Верхний Египет создал культурный лен). Два палестинских диких вида клевера — Trifolium vavilovii и T. israëliticum — тоже были одомашнены. Первый из них получил очень широкое распространение в Египте, поэтому был назван александрийским (T. alexandrinum, египетское название «берсим»), а другой в культурном состоянии стал называться T. subterranneum, т. е. «подземный» клевер, так как вид этот амфикарпный. В Западном Средиземье возникла вся секция Patellares рода Beta (виды B. webbiana, B. procumbens, B. patellaris). Типичным элементом флоры Средиземья стало оливковое дерево (Olea europaea) — вечнозеленый представитель маквиса, высокоценное масличное растение, одомашненное в древних Палестине, Египте и др. Рожковое дерево (Ceratonia siliqua) также одомашнено в Средиземье и ныне экономически важная культура на Кипре.

Особо следует подчеркнуть, что Западное и Восточное Средиземье — родина дикого винограда (Vitis sylvestris) и, несомненно, первичный центр происхождения культурного V. vinifera. Природные леса и культура пробкового дуба (Quercus suber) находятся в Западном Средиземье (Испания, Португалия, горы Атласа в Северной Африке, Корсика и др.).

Здесь названы лишь главные культурные виды Средиземноморского генцентра.

Африканский ботанико-географический центр происхождения культурных растений следует считать самостоятельным. Он оказал большое влияние на растениеводство земного шара и на повседневный быт народов Африки. Более половины Африки занимают



Рис. 85. Чай.

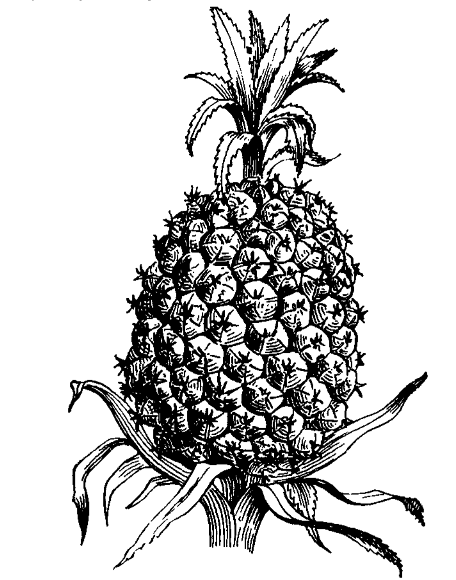


Рис. 86. Ананас.



Рис. 87. Апельсин.

пустыни и леса. Центральный экваториальный пояс преимущественно лесной, особенно в западной части материка. К югу и северу от него тянутся саванны. Они сменяются на севере и на юге степями и пустынями. Растениеводство Экваториальной Африки складывалось из аборигенных видов растений, но впоследствии преимущественное значение приобрели культурные растения, занесенные из Америки и Азии. Аборигенными растениями Африки, вошедшими в культуру, являются африканский рис (Oryza glaberrima), сорго (Sorghum — разные таксоны), африканское просо (Pennisetum — разные виды), вигна (Vigna), ямс (Dioscorea), африканский земляной орех (Voandzeia subterranea), голубиный горох (Cajanus cajan), все виды арбуза (Citrullus), виды кофе (Coffea arabica, C. robusta и др.), масличная пальма (Elaeis guineensis), клещевина (Ricinus), кунжут (Sesamum), финиковая пальма (Phoenix dactylifera) и др.

Эфиопия в Африке — страна большого разнообразия тетраплоидных пшениц и диплоидных ячменей, но надо учитывать, что в Эфиопии не было диких пшениц, диких ячменей, дикой ржи, диких овсов и ни одного вида Aegilops, поэтому эти хлебные растения она заимствовала уже давно одомашненными в других генцентрах. Африканскими по происхождению являются дикие диплоидные виды хлопчатника (Gossypium herbaceum, G. triphyllum, G. anomalum, G. somalense, G. longiocalyx). Из этих видов только G. herbaceum был одомашнен и в прошлом попал в Среднюю Азию, где возделывался до XX в. Разновидность этого вида — var. africanum — неизвестным путем еще до нашей эры попала в Южную Америку, где случайно скрестилась с диким южноамериканским видом G. raimondii. У потомства гибрида появились впервые тетраплоидные (52-хромосомные) средне- и длинноволокнистые виды хлопчатника. Как и когда это произошло, совершенно неизвестно. Другой загадкой является происхождение так называемой посудной тыквы (Lagenaria siceraria). В Приатлантической Африке ее называют «калебаса». Она возделывается в любой семье западноафриканцев, а в диком состоянии неизвестна. Но, кроме того, ее остатки обнаружены в раскопках в Южной Америке, содержащих предметы семитысячелетней давности. Происхождение этой культурной тыквы остается неизвестно. Доказана лишь способность плодов Lagenaria переплывать океан без потери всхожести содержащихся в них семян. Африканское происхождение имеют культурные виды некоторых диких Cucumis, Gladiolus, Aloë и др.

Необходимо выделить как самостоятельный Европейско-Сибирский ботани-

ко-географический первичный центр происхождения и одомашнивания видов растений. Настоящая двулетняя культурная сахарная свекла (Beta vulgaris) возникла в Западной Европе, где были одомашнены дикорастущие подвиды ssp. maritima и ssp. crassa. В этом генцентре одомашнены красный клевер (Trifolium pratense), белый клевер (T. repens), северная люцерна (Medicago borealis), желтая люцерна (M. falcata), синяя люцерна (M. sativa), дикая европейская яблоня (Malus sylvestris), сибирские яблони (M. baccata и M. prunifolia), груша лесная (Pyrus communis), дикая груша западноевропейская (P. nivalis), дикая черешня (Cerasus avium), лесной виноград (Vitis sylvestris), разные виды ежевики (Rubus), смородины (Ribes), земляники (Fragaria), крыжовник (Grossularia reclinata) и др.

Древние очаги растениеводства находились и на территории Центральной Америки. Северный тропик разделяет Мексику почти на две равные части. Мексика — нагорная страна, состоит из ряда горных цепей (преимущественно на окраинах) и центрального плато, занимающего бóльшую часть страны и рассеченного большими долинами и множеством ущелий. Древняя Мексика была заселена могущественным народом ацтеков, развившим интенсивное растениеводство. Основной пищевой культурой была кукуруза (Zea mays). По-видимому, именно в Мексике совершилось одомашнивание дикой кукурузы, существование которой доказано археологическими открытиями. Кроме кукурузы, пищевыми растениями были новосветские по происхождению виды фасоли: Phaseolus vulgaris, Ph. acutifolius, Ph. coccineus, Ph. lunatus (мелкосемянные формы).

В Центральной Америке и сейчас произрастает лесная лиана (Phaseolus aborigineus), некогда одомашненная, получившая наименование Ph. vulgaris. В Мексике и сейчас распространены дикие клубненосные виды картофеля секции Tuberarium рода Solanum. Хокс показал, что Мексика явилась основным центром разнообразия видов секции Tuberarium, представленных диплоидными, триплоидными, тетраплоидными, пентаплоидными и гексаплоидными видами, причем население Мексики возделывало не отечественный, а южноамериканский примитивно-культурный вид Solanum andigena. В Мексике были одомашнены виды тыквы (Cucurbita texana, C. pepo, C. moschata, C. mixta), батат (Ipomoea batatas), какао (Theobroma cacao), перец (виды Capsicum), подсолнечник (Helianthus annuus), топинамбур (H. tuberosus), авокадо (Persea americana), тетраплоидный средневолокнистый хлопчатник (Gossypium hirsutum), агава (Agave sisalana), табак (Nicotiana tabacum) и махорка (N. rustica).

Одомашниванием всех этих видов занималось население не одной древней Мексики, а всей Центральной Америки.

В Южной Америке растениеводство возникло и в течение длительного периода развивалось на огромной территории Анд, где климат был благоприятным и здоровым, а почвы — вулканическими, плодородными. В Андах, на современных территориях латиноамериканских республик, в древности процветали различные земледельческие цивилизации. Южно-Американский (Андийский) ботанико-географический центр происхождения культурных растений охватывает Перу, Боливию, север Аргентины, Эквадор. Это родина культурных древнеиндейских видов картофеля (тетраплоидного Solanum andigena, диплоидных S. stenotomum, S. goniocalyx, S. phureja, S. ajanhuiri), родина эндемичных одомашненных клубненосных Oxalis tuberosa, Ullucus tuberosus, Tropaeolum tuberosum, многих видов полиморфного рода Lupinus (среди них был одомашнен американский единственный крупносеменной вид пищевого значения L. mutabilis). Все эти виды являются горными растениями короткого дня. Анды — родина киноа (Chenopodium quinoa), крахмалистой кукурузы (ssp. amylacea), различных видов томата (Lycopersicon). Здесь был одомашнен арахис, представленный тетраплоидным диким Arachis monticola и производным от него A. hypogala; также были одомашнены томатное дерево (Cyphomandra), дынное дерево (Carica papaya), хинное дерево (Cinchona), каучуконос гевея (Hevea) (рис. 88, 89), ананас, анона (A. squammosa).

Самый обыкновенный картофель (тетраплоидный вид Solanum tuberosum) происходит из Чили, вероятно с острова Чилоэ, является растением длинного дня, одомашненным еще в древней Араукании. Ни перуанский S. andigena, ни чилийский S. tuberosum неизвестны в диком состоянии, неизвестно и их происхождение. Оба эти географически и исторически разобщенные культурные виды легко скрещиваются. В Южной Америке в древнее время возник знаменитый длинноволокнистый тетраплоидный вид хлопчатника Gossypium barbadense. Там много диких видов табака (рода Nicotiana), имеющих большое значение в селекции. Важную роль в тропическом растениеводстве приобрел южноамериканский кустарник Manihot esculenta, мощные корни которого богаты крахмалом. В Чили была одомашнена земляника Fragaria chiloensis.

Североамериканский ботанико-географический центр происхождения культурных растений выделяется прежде всего как



Рис. 88. Плантация гевеи.

центр большого числа видов дикого винограда (Vitis). Среди них V. rotundifolia — крупная мощная субтропическая лиана, с неповторимо ароматными и вкусными ягодами. Этот виноград обладает высоким иммунитетом к филлоксере и к грибным болезням. Он издавна используется индейским населением на юге США, но все же этот вид нельзя считать культурным и одомашненным. Многие американские дикие виды (V. riparia, V. rupestris, V. vulpina), также устойчивые к филлоксере и к грибным болезням, приобрели значение как подвои для культурного старосветского винограда Vitis vinifera.

В Северной Америке свыше 50 дикорастущих травянистых видов подсолнечника (род Helianthus), в том числе издревле одомашненный там H. annuus, ныне наш селекционный подсолнечник. В Северной Америке обитает более 50 видов дикого люпина (Lupinus), в их числе одомашненный многолетний вид L. polyphyllus, очень декоративный и ценный для зеленого удобрения песчаных почв.

Род Prunus представлен в Северной Америке 15 видами, среди них весьма ценные для скрещивания со старосветскими видами сливы, придающие им долговечность и зимостойкость, например виды P. americana, P. nigra, P. munsoniana и др. На этом материке виды дикого ячменя (Hordeum) являются многолетними, но они не использованы. Род Grossularia (крыжовник) представлен 50 видами диких особей, и среди них сферотекоустойчивые. Значителен также род Ribes. Северная Америка — родина и октоплоидного культурного вида земляники (Fragaria virginiana).

В Старом Свете наиболее древним было пшенично-ячменное растениеводство на Ближнем Востоке, в горной дуге, проходящей через холмистые местности, окружающие Сирийско-Месопотамскую равнину. Полба и ячмень были первоначальными культурами. В Америке древнейшим было маисово-бобово-тыквенное растениеводство.

Проблему происхождения культурных видов растений решить довольно трудно, так как установить их родину иногда невозможно. Монотипные роды не вызывают затруднений. Например, род Zea представлен только одним видом — Zea mays. Недавно доказано, что кукуруза некогда существовала в диком состоянии. Правда, современная кукуруза — это не просто одомашненное дикое растение, а эволюционное следствие спонтанной межродовой гибридизации, но изначальным материнским растением все-таки была примитивная кукуруза.

Айва (Cydonia oblonga), монотипный род, известна и сейчас в диком и культурном состоянии. Источник одомашнивания совершенно ясен. Это же можно сказать о мушмуле (Mespilus germanica), чае (Thea sinensis). Иногда единственный вид рода известен только в культурном состоянии, например кокосовая пальма (Cocos nucifera). Последняя ревизия рода Cocos показала, что это монотипный род. Никаких ископаемых остатков дикой кокосовой пальмы не найдено, поэтому о происхождении

и одомашнивании ее ничего не известно. Если род имеет много видов и среди них только один культурный, трудно бесспорно определить, какой из диких предков послужил для одомашнивания этого растения. Таково происхождение культурного батата (Ipomoea batatas), даже культурного льна (Linum usitatissimum), особенно происхождение апельсина и лимона. Столь же мало знаем о происхождении культурного азиатского риса. Вероятно, происхождение многих культурных видов является гибридогенным. Мы уже приводили пример происхождения современной кукурузы; древняя кукуруза неоднократно подвергалась интрогрессии зародышевых плазм видов Tripsacum и Euchlaena, особенно последнего, поскольку и сейчас существуют сорняковые расы Euchlaena mexicana, легко скрещивающиеся с кукурузой (при одинаковом числе хромосом).

Гибридогенное происхождение во многих случаях доказано, а во многих подозревается. Гибридным, к примеру, является благородный сахарный тростник (Saccharum officinarum). В диком состоянии он не существует, а преобладание в его соцветии многочисленных стерильных цветков свидетельствует, что вид не сбалансирован в генетическом отношении, а размножают его стеблевыми зелеными черенками. Бывают цветки и нормальные, но единичные. Наша сахарная свекла (Beta vulgaris) — также гибридный вид.

Нередко гибридогенные виды генетически вполне сбалансированы благодаря спонтанной (а также экспериментальной) аллополиплоидии в отдаленных гибридах первого поколения. Именно этим путем появились очень ценные для человечества культурные растения. Самым ярким примером служат пшеницы, т. е. хлеб наш насущный. Дикая пшеница (Triticum boeoticum, T. thaudar) и культурная пшеница (T. monococcum), однозернянки (с диплоидным числом хромосом) были широко распространены по всей Передней Азии и на Балканском п-ове. Центр распространения был в Тавро-Загросской дуге, а также в Турции. Первичное распространение дикого сородича эгилопса (Aegilops speltoides, также диплоидного) перекрывает и сейчас распространение дикой однозернянки. В значительной мере этот вид эгилопса распространен в Средиземье вдоль восточного побережья, но его нет в Закавказье. Он мало разнообразен в морфологическом отношении. В естественных условиях опыляется перекрестно, но склонен и к самосовместимости. Некогда, задолго до нашей эры, вероятно, неоднократно происходило спонтанное скрещивание дикой или уже культурной однозернянки с Aegilops speltoides. В результате появились урожайные тетраплоидные пшеницы (Triticum dicoccoides



Рис. 89. Подсочка гевеи.

и T. dicoccum). В дальнейшем дикая T. dicoccoides или культурная T. dicoccum спонтанно скрещивались с другим видом эгилопса — Aegilops squarrosa. После спонтанного же удвоения хромосом возникла гексаплоидная пшеница, вероятно Triticum aestivum (мягкая пшеница) или спельта (T. spelta). Таким образом, современная мягкая пшеница имеет три генома: геном *A* от однозернянки, геном *B* от Aegilops speltoides и геном *D* от Aeg. squarrosa. Совокупность геномов хорошо сбалансирована и высокоурожайна. Этот путь эволюции, т. е. через отдаленную аллополиплоидию, широко распространен в природе, в том числе среди культурных растений. Подобным путем произошли высокоценные культурные средне- и длинноволокнистые тетраплоидные виды хлопчатника, домашняя слива (Prunus domestica), рапс и брюква (Brassica napus), горчица (Brassica juncea), табак (Nicotiana tabacum) (рис. 90), махорка (N. rustica), вероятно, тетраплоидный культурный картофель (Solanum andigena и S. tuberosum), триплоидные и тетраплоидные гибридные бананы (Musa balbisiana × Musa acuminata) и др. Аллополиплоидия свойственна и диким видам. Например, вид Galeopsis tetrahit произошел путем аллоплоидии от видов G. pubescens × G. speciosa.

Многие культурные виды эволюционируют путем мутаций: постепенное укрупнение плодов у крыжовника было описано еще Ч. Дарвином. Это свойственно культурному винограду, многим цитрусовым. Укрупнение соцветий и цветков путем естественных мутаций известно



Рис. 90. Табак.

у культурного подсолнечника, у многих декоративных цветочных растений. Широко распространены мутации почек у культурных растений. Таким путем возникают многочисленные новые сортименты у культурных плодовых растений, особенно у цитрусовых (мандарины и апельсины).

Выше были описаны первичные ботанико-географические центры происхождения и внутривидового разнообразия культурных растений. Мы рассказали о процессе географического распространения. Нередко культурные виды из своего эндемического микроцентра, попадая на другой континент, достигали там необычайного распространения и образовывали вторичные центры разнообразия. Это разнообразие объяснялось мутациями и рекомбинациями. Перуанский длинноволокнистый хлопчатник (Gossypium barbadense), попав в Египет, занял там почти первое место в растениеводстве, дал множество мутаций и внутривидовых гибридов. Узкоэндемичный сизаль (Agave sisalana) с полуострова Юкатан в Мексике, попав в Восточную Африку, стал важнейшей промышленной культурой, обеспечивая 70% мирового сбора (более 200 000 *т* высокоценной пеньки). Дикорастущий в Эфиопии вид кофе (Coffea arabica), распространяясь в Южной Америке, стал важнейшей товарной культурой многих латиноамериканских республик, в первую очередь Бразилии. Эфиопский кофе в Латинской Америке дал тетра- и гексаплоидные формы и множество мутаций. Вторичный генцентр оказался более перспективным в своей эволюции. То же произошло с арахисом (Arachis hypogaea), родина которого в Северной Аргентине. Ныне в Тропической Африке (Нигерия, Сенегал, Заир) его разводят на огромных площадях. За последние 20 лет установлено 536 новых разновидностей в Сенегале и 200 в Заире — как результат мутаций и внутривидовых спонтанных рекомбинаций. Хатчинсон за 30 лет своей работы в Уганде по разведению американского длинноволокнистого хлопчатника Gossypium barbadense обнаружил в его популяциях увеличение числа мутаций в 600 раз. Южноамериканская по происхождению маниока (Manihot esculenta) стала важнейшей пищевой культурой народов Тропической Африки, а мексиканский по происхождению батат заселил даже острова Океании. Маньчжурская по происхождению соя ныне занимает свыше 18 млн. *га* в США. Дикорастущая в Амазонии каучуконос-гевея (Hevea brasiliensis) в XX в. одомашнена в Юго-Восточной Азии и уже дала полиплоидные формы. Таково значение вторичных ботанико-географических центров расселения и формообразования культурных растений.

Систематика и таксономия культурных растений находится ныне в кризисном состоянии. Линнеевское понимание вида было расширено применительно к культурным растениям Н. И. Вавиловым в его знаменитом труде «Линнеевский вид как система».

Сравнительно-морфологический метод классификации не утратил своего значения, но он должен опираться на современные данные цитогенетики.

Приведем несколько ярких примеров острого разногласия в современной систематике культурных растений. Систематика пшениц Triticum признавала 22—23 вида на земном шаре. Канадский ботаник Бауден предложил перенести почти все виды рода Aegilops (а их около 25 видов) в род Triticum. Если с этим согласиться, то пшеница будет представлена почти полусотней видов. Наряду с этим шведский генетик Мак-Кей на основании генетического анализа предложил только 5 видов и резко реконструировал понимание рода Triticum. Далее, на протяжении многих лет в классификации сорго (Sorghum) принята была система Снаудена, в которой числилось около 30 видов. В 1955 г. Снауден разделил огромный комплекс сорго на 28 культурных и 24 полудиких вида. Однако в последние годы американские ботаники Де Вет и Хакбай доказывают, что следует объединить весь комплекс сорго в один вид Sorghum bicolor, разделяя его на два подвида, 9 разновидностей и 48 рас (раса — понятие в основном географическое). Такая резкая ревизия рода Sorghum основана на экспериментах, показывающих, что все виды этого растения легко скрещиваются между собой и дают множество спонтанных гибридов. Между видами сорго нет разделительных барьеров для обмена генами. В истории африканского сорго поток генов через интрогрессию совершается легко, и гибриды урожайны.

Другой пример касается цитрусовых. В Index Kewensis (1955) отмечено 257 видов рода Citrus. Крупнейший японский цитролог



Рис. 91. Кофе.

Танака сперва описал 144 вида, потом довел их число до 157. Американский ботаник Свингл признавал только 16 видов.

Подобных примеров резкого разногласия в систематике культурных растений можно привести очень много.

Культурные растения развиваются под контролем человека. Огромное значение в этом отношении имеет селекция на экологических и генетических основах. При этом используются такие явления, как гетерозис, полиплоидия совместимость, апомиксис, иммунитет и многие другие.

ОХРАНА ПРИРОДЫ

Издавна, используя для своих надобностей растения и животных, человек постепенно стал замечать, что там, где были в прошлом густые леса, они стали редеть, что стада диких промысловых животных уменьшились, а некоторые звери совсем исчезли. Человек заметил также, что полноводные реки и источники начали мелеть, а рыба попадается в сети все реже и реже. Птицы покидали привычные гнездовья, и их стаи поредели. Заметно увеличилась сеть оврагов и балок, а губительные черные бури и суховеи стали частыми гостями. Сыпучие пески подступили к селам и засыпали их окраины, нередко вместе с полями. Плодородие почв уменьшилось, и на полях появились сорняки, угнетавшие посевы и уменьшавшие урожай возделываемых растений.

Особенно сильные изменения произошли вокруг городов и возникавших промышленных центров. Воздух здесь стал дымным и тяжелым от заводских и фабричных труб. Около шахт возникли высокие терриконы и отвалы пустой горной породы, а также появились обширные свалки различного мусора и отходов. Вода в реках и озерах загрязнилась и стала непригодной для питья. На месте когда-то бывших лугов появились болота и кочки.

О былом распространении лесов сохранилась лишь память в названиях многих сел, деревень и отдельных урочищ. Так, на территории Европейской части СССР нередко можно встретить множество Борков и Боров, Дубков и Березовок, Липовок и Липок, где раньше шумели сосновые боры, дубравы и березняки, а также встречалась липа. Например, под Ленинградом есть Сосновая поляна и парк «Сосновка», но в них уже давно нет сосен, а их заменили заросли ольхи или, в лучшем случае, березы. Под Ленинградом же существует Осиновая роща, но без осины. Давным-давно исчез Березо-

вый остров, где теперь высятся многоэтажные дома.

На Украине есть много мест с названием Гай, но там не везде сохранились леса. На Транссибирской железной дороге имеется станция Тайга, но таежная растительность отступила от нее на много километров.

То же самое можно сказать и о животном мире. Существуют озера Лебяжьи и Гусиные, но не везде к ним прилетают лебеди и гуси. Есть озера Щучьи и Окуневые, но в них уже давно не ловят ни щук, ни окуней. Под Москвой сохранился Лосиный остров и станция Лосиноостровская, но лоси попадаются здесь не столь часто, как это было еще на памяти москвичей.

А сколько существует мест с названиями Овраги и Овражки! Вспомним, например, Сивцев Вражек в Москве или другие Вражки к юго-западу от нее. Есть много мест с названиями Сухой дол, Суходолье, Сухой лог, Сухой брод, Сухая или Мертвая балка. Не мало есть деревень, которые называют то Пустошками, то Беспольями или Запольями. Сохранились также отдельные места с красноречивыми именами Гари и Пожарища, Пали и Пальники, а также Пеньки и Пенечки.

Во всех этих названиях народ издавна отметил появление оврагов, исчезновение воды, лесные вырубки, пустые и негодные земли и пожарища. Все они свидетельствуют о том, как бесцеремонно люди относились к природе, к земле и растительному покрову.

Подобные же изменения природы произошли повсеместно, во многих странах мира. В тропических странах вместо прежних богатых и своеобразных лесов их место заняли однообразные заросли бамбуков. Многие виды растений, ранее широко распространенные, были хищнически вырублены и исчезли вовсе. Появились обширные саванны, заросшие жесткой и колючей травой, куда даже толстокожие буйволы не всегда могут проникнуть. Опушки лесов стали непроходимыми джунглями от множества лиан и зарослей кустарников. Холмы и склоны гор покрылись густой сетью скотьих троп из-за неумеренного выпаса домашних животных.

За истекшие тысячелетия на земном шаре было вырублено и сожжено $^2/_3$ всех лесов. Только за историческое время свыше 500 млн. *га* превратились в пустыни. За последние столетия в Америке было вырублено 540 млн. *га* леса. Исчезли леса Мадагаскара на $^9/_{10}$ его территории. Когда-то обширные леса острова Куба занимают ныне едва 8% ее земель. Знаменитый натуралист Александр Гумбольдт уже давно сказал: «Человеку предшествуют леса,— его сопровождают пустыни». Людям, говорил Ф. Энгельс, «не снилось, что этим они положили начало запустению стран, лишив их... центров скопления и сохранения влаги».

Острую тревогу вызывают все ускоряющиеся темпы исчезновения многих видов флоры и фауны. По далеко не полным данным, за последние четыре столетия человечество потеряло 130 видов животных, т. е. в среднем один вид за три года. По сведениям Международного союза охраны природы и природных ресурсов, на грани исчезновения находятся 550 видов редких млекопитающих и птиц, а под угрозой истребления — до 1000 видов животных.

Чем чаще с подобным оскудением Земли стал сталкиваться человек, чем глубже он стал познавать законы природы, тем яснее понял опасность дальнейших ее неблагоприятных изменений.

Первоначально люди полубессознательно оберегали от своих соседей обработанные участки и отдельные растения. После они стали думать о каком-то покровительстве природе как источнике пищи, а следовательно, и жизни. Появились правила, регулирующие использование богатств природы. Древние египтяне, например, полагали, что человек не должен истреблять животных на их пастбищах и сгонять их с «божьих» земель. Эти действия считались «греховными» и об этом было записано в «Книге мертвых», где собраны заклинания душ умерших, представших на суд бога Осириса.

В знаменитом Кодексе вавилонского царя Хаммурапи, жившего 17 веков до н. э., были установлены правила охраны лесов и пользования ими, а за незаконную порубку дерева в чужом саду с виновных полагалось взимать определенную и не малую плату.

В средние века в Западной Европе владетельные феодалы, заинтересованные в сохранении дичи, издавали запреты на пользование охотничьими угодьями. Нарушения карались сурово, вплоть до применения смертной казни. Для королевских и царских охот появились запретные и заповедные земли, специально охранявшиеся.

На Руси регламентирование охоты, например, появилось еще при Ярославе Мудром, и оно было зафиксировано в первом письменном документе — «Русской правде».

Своеобразные формы охраны природных богатств сложились во Владимиро-Волынском княжестве (XIII в.). На определенной территории здесь целиком запрещалась охота на всех животных. Это был первый заповедник — Беловежская пуща.

В период расцвета Литовского государства были созданы специальные своды законов — Литовские статуты, которые сыграли положительную роль в охране природы. Статут брал под охрану лебедей, бобров, лис и других жи-

вотных. За кражу, убийство или разорение гнезд лебедя взимался значительный штраф.

Сохранению лесов много содействовали зáсеки, или засечные леса, которые создавались по южной границе лесной части Русского государства. Эти засеки создавались для защиты от кочевников, делавших набеги на Русь.

В засечных лесах запрещалось рубить деревья для хозяйственных целей под страхом сурового наказания и даже смерти. Главные засеки — Тульские — были устроены при Иване Грозном, а исправлялись они уже при Михаиле Федоровиче. К концу XVII в. в связи с продвижением оборонительной линии Русского государства на юг зáсеки пришли в ветхость, однако они вплоть до начала XIX в. состояли под охраной как заповедные казенные леса. Тульские зáсеки сохранились и поныне, а Козельские, Орловские, Рязанские и Казанские не сохранились.

В царствование Алексея Михайловича (1645—1676) было издано много указов об охоте, ее сроках, запретных зонах, а также о нарушениях установленных правил, пошлинах и наказаниях. Указ (1649) «О сбережении заповедного леса в Рязанском уезде» касался не только охоты, но и охраны лесной территории.

Если в допетровское время лес сводили для получения зéмель под пашню, то при Петре I он стал тщательно охраняться для кораблестроения. В 1701 г. Петр I объявил указ «О нечистке под пашню лесов по рекам, по коим леса гонят в Москву, а чистить их в 30 верстах выше». Через два года были заповеданы дуб, ильм, вяз, ясень, карагач и лиственница, а также сосна 12 вершков (в диаметре). Рубить леса с этими породами строго запрещалось в полосе на 50 верст от больших рек и на 20 верст от малых. За нарушение указа взималось до 10 рублей за одно дерево.

К запрещению рубить леса Петр I возвращался неоднократно. Он издал ряд указов с запретом жечь леса, пасти в них коз и свиней, делать тес (чтобы сократить отходы древесины), и так называемых «знающих людей» царь послал осмотреть дубовые леса на Волге. Он запретил рубить леса Новгородского, Старорусского, Луцкого и Торопецкого уездов.

В Петербурге при Адмиралтейской коллегии была учреждена вальдмейстерская канцелярия, в обязанности которой вошло наблюдение за лесами на Волге, Суре, Каме, Оке, Днепре, Западной Двине, Дону, Ладожском озере и Ильмене. За несоблюдение правил охраны было дано право штрафовать порубщиков, а нарушителей наказывать, вырывая ноздри и ссылая на каторгу.

Петр I думал не только об охране лесов, но и об их насаждении. Немало деревьев он посадил лично, а по его почину был посажен Шипов лес в Воронежской области. Лесной «знатель» Фокель посадил под Петербургом Линдуловскую корабельную рощу (около с. Линдула), которая до сего времени привлекает внимание посетителей огромными деревьями лиственницы, тщательно пронумерованными и охраняемыми по сие время.

Петр I интересовался не только лесами, но также и другими полезными растениями. Так, в 1702 г. был заведен в Москве Аптекарский сад (ныне Ботанический сад Московского университета), а в 1714 г.— Аптекарский огород в Петербурге, ставший предшественником сначала Ботанического сада, а потом Ботанического института Академии наук СССР. Эти аптекарские учреждения имели целью снабжать армию и население лекарственным сырьем, которое до этого завозилось из-за границы.

Широко понимая необходимость беречь природу, Петр I интересовался также сохранением пушных зверей, дичи и рыбы, «дабы промыслы эти развивались». Были запрещены хищнические способы охоты и рыбной ловли. За незаконную охоту с «людей высших чинов» взыскивали по 100 рублей, а «нижним чинам» грозило жестокое, без всякой пощады, наказание и ссылка в Азов «с женами и детьми на вечное житие».

Петр I заботился о сохранении почвы, а также много внимания уделял защите берегов каналов от размывания и разрушения. Предусматривал Петр I и охрану водоемов, для чего было запрещено не только рубить лес по их берегам, но также и обрабатывать его, «чтобы от тех щеп и сору ныне реки не засаривались». Запрещено было также вывозить в каналы и реки мусор, а также сбрасывать балласт с кораблей, «во всех гаванях, реках, рейдах и пристанях Российского государства». За загрязнение водоемов балластом налагался штраф «по 100 ефимков за каждую лопату».

Середина XVIII и начало XIX в. в России ознаменовались значительным ослаблением строгости к охране лесов и отчасти животных. Прежние правила были заменены другими и преданы забвению. Заповедные корабельные леса подвергались расхищению, охрана Беловежской пущи была снята, а она сама стала местом царской и великокняжеской охоты. Екатерина II огромные площади земель раздала своим приближенным, о лесах не заботилась, но по своей прихоти запретила «ловить соловьев в окрестностях Санкт-Петербурга и во всей Ингерманландии». Помещики снова стали сводить леса под посевы зерновых культур и одновременно продавать вырубленный лес. Рубку леса на продажу В. И. Ленин назвал лесопромышленностью.

Вред, нанесенный лесам, растительному покрову в целом и животному миру, явившийся следствием хищнического ведения развивавшегося капиталистического хозяйства, постепенно был осознан как в России, так и за ее пределами. Лучшие умы ученых и общественных деятелей были обеспокоены разрушением природы, и наиболее прогрессивные специалисты стали активно выступать за ее охрану. Было доказано, что хищническое отношение к природе влечет за собой такие отрицательные последствия, которые трудно предугадать. Сознание того, что природу следует не только охранять на отдельных ее участках, но и правильно использовать природные богатства, пришло позднее. Однако уже в конце XIX в. появились первые заповедники, заказники и национальные парки, которые заложили основу охране природы.

Одним из первых заповедников в Западной Европе стал заповедник в Ирландии (1870), а вслед за ним были организованы заповедники в Исландии, Швеции и Швейцарии. Резерваты, природные парки и заповедники появились с конца XIX столетия близ Сингапура (1883), в Южной Африке, Австралии, Канаде и США, а в самом начале XX в.— в Бирме, Центральной Африке, Аргентине, Канаде, США и Австралии.

Первым охраняемым участком и природным зоопарком в России стала всем известная Аскания-Нова, образованная в 1874 г. в бывшем имении Фальцфейна. В дальнейшем возник заповедник на мелких островах Балтийского моря (1910) и в других местах.

Все прочие ныне действующие заповедные территории были организованы с 1918 по 1969 и в последующие годы как в СССР, так и за рубежом.

Всего в мире общее число наиболее крупных заповедников, национальных парков, охраняемых участков и резерватов перевалило за 720. В СССР существовало до 1963 г. 120 заповедников и заповедных территорий. На короткий период времени их число уменьшилось, но потом бóльшая часть была восстановлена. Ныне действует 86 заповедных территорий, число которых имеет тенденции увеличиваться.

В первые дни после Октябрьской социалистической революции в России были приняты многие законодательные меры по охране природы и правильному использованию ее природных ресурсов.

Первая роль в этом важном деле принадлежит В. И. Ленину, который живо интересовался сохранением природных богатств для молодого Советского государства. Все значительные акты в этой области так или иначе были связаны с его именем.

В. И. Ленин думал не только об охране природы, но и о рациональном использовании ее ресурсов, так как сам был свидетелем пагубного влияния капиталистической системы хозяйства, когда народное богатство расхищалось различными предпринимателями, стремившимися только к личной наживе и обогащению.

Мысли о рациональном природопользовании В. И. Ленин четко высказал 11 апреля 1921 г. на заседании коммунистической фракции ВЦСПС. «Для того, чтобы охранить источники нашего сырья,— говорил он,— мы должны добиться выполнения и соблюдения научно-технических правил»[1].

Первый декрет «О земле», составленный самим Лениным, изымал из частного владения все природные богатства страны и объявлял их всенародной собственностью. В «Основном законе о лесах», вышедшем в мае 1918 г. и подписанном В. И. Лениным и Я. М. Свердловым, была поставлена специальная задача — определить нормы лесистости для каждой отдельной части Советского государства, с тем чтобы местные органы увеличивали площади имеющихся лесов. Заботу о лесах В. И. Ленин выразил в декрете о лесах Крыма, в котором запрещалось раскорчевывать и обращать в другие угодья леса, расположенные по склонам гор, и, кроме того, предписывалось изъять из обращения и возвратить земельным органам те участки земли, на которых лес был сведен и раскорчеван без надлежащего разрешения после 1917 г.

Не ожидая стабилизации хозяйственного положения страны, В. И. Ленин подписал (в мае 1919 г.) постановление о сроках охоты и праве на охотничье оружие, которым была запрещена охота на лосей и коз, а также сбор яиц диких птиц. В это же время В. И. Ленин поддержал мысль о создании в дельте Волги заповедника и подчеркнул, что считает дело охраны природы важным и срочным делом.

Практика так называемых «займов у природы», т. е. чрезмерного расходования ее ресурсов, была совершенно чужда В. И. Ленину. Например, он воспротивился вырубке леса в Сокольниках (Москва) на дрова, хотя в это время Москва испытывала топливный голод. Таким образом, В. И. Ленин думал не только об охране природы, но и о рациональном ее использовании, в том числе и о том, что природа должна служить местом отдыха населению.

В. И. Ленин был учредителем первых заповедников в РСФСР. Он подписал декрет об учреждении крупного заповедника Аскания-Нова, существовавшего с 1874 г. в виде при-

---

[1] В. И. Ленин. Полн. собр. соч., изд. 5, т. 43. М., Госполитиздат, 1963, стр. 174.

родного зоопарка. Благодаря Ленину (как уже было сказано выше) возникли Астраханский и Ильменский (на Урале) заповедники. В частности, использование Ильменского заповедника для чисто практических целей допускалось только с разрешения Совета Народных Комиссаров[1]. В 1921 г. Владимир Ильич подписал постановление «О байкальских государственных заповедниках — зоофермах», постоянно интересовался ходом их создания. В том же году Лениным был издан декрет «Об охране памятников природы, садов и парков»[2].

Наряду с основными принципами социалистического землепользования, т. е. комплексным подходом к использованию природных ресурсов и учетом их множественных взаимосвязей и значения, В. И. Ленин уделял внимание и отдельным вопросам. Например, в постановлении СТиО (Совета Труда и Обороны) «Об организации сбора и заготовки дикорастущих масличных семян и об использовании их для переработки в маслобойной промышленности»[3] и в декрете СНК РСФСР «О сборе и культуре лекарственных растений»[4] содержатся положения о соблюдении определенных правил при заготовке указанных природных продуктов.

В деле охраны природы, как и во всех делах человека, существуют как крупные, так и мелкие задачи. Прекрасно понимая это, В. И. Ленин отдал, например, распоряжение об аресте коменданта Горок Э. Я. Вевера за порчу государственного имущества, за срубленную без надлежащего основания ель[5].

В. И. Ленин пристально интересовался рациональным использованием лугов, упорядочением пользования сенокосами и мерами поднятия лугового хозяйства. Об этом мы узнаем, например, из постановлений Совета Народных Комиссаров.

Глубоко продуманные мысли, удивительная прозорливость В. И. Ленина в деле охраны и использования природных ресурсов послужили в дальнейшем основой для разработки всей системы тех природоохранительных мероприятий, которые ныне претворяются в жизнь Советским государством.

Всем хорошо известно, что в 1960 г. был принят Закон об охране природы РСФСР. По его образцу были приняты соответствующие законы и в других республиках СССР, а также в отдельных краях и областях.

Вопросы охраны природы и меры для ее рационального использования нашли отражение в Программе КПСС, а также Директивах XXIII съезда КПСС по пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР на 1966—1970 гг.

Еще более отчетливо и широко меры улучшения охраны природных богатств и их использования были рассмотрены на XXIV съезде КПСС. В Отчетном докладе ЦК КПСС, сделанном на XXIV съезде КПСС, Генеральный секретарь ЦК КПСС Л. И. Брежнев говорил:

«Принимая меры для ускорения научно-технического прогресса, необходимо сделать все, чтобы он сочетался с хозяйским отношением к природным ресурсам, не служил источником опасного загрязнения воздуха и воды, истощения земли. Партия повышает требовательность к плановым, хозяйственным органам и проектным организациям, ко всем нашим кадрам за дело проектирования и строительства новых и улучшения работы действующих предприятий под углом зрения охраны природы. Не только мы, но и последующие поколения должны иметь возможность пользоваться всеми благами, которые дает прекрасная природа нашей Родины. Мы готовы участвовать и в коллективных международных мероприятиях по охране природы и рациональному использованию ее ресурсов».

Наконец, в 1972 г. на четвертой сессии Верховного Совета СССР восьмого созыва были рассмотрены меры по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов и принято соответствующее постановление.

Во всех этих важнейших документах подчеркивается мысль о том, что природные богатства — важнейшая составная часть материально-технической базы коммунистического строительства, ибо построение коммунизма немыслимо без повседневной заботы о сохранности и приумножении природных ресурсов. Поэтому охрана природы является важнейшей государственной задачей и делом всего народа. Опыт свидетельствует, что при комплексном подходе к использованию природных ресурсов интенсивное развитие промышленности и сельского хозяйства не должно привести к катастрофическому оскудению флоры и фауны, если все установленные правила будут точно соблюдены.

Растения и растительный покров в целом — важнейшая часть биосферы, т. е. сферы жизни растений, животных и человека. В биосфере происходят процессы преобразования неорганического вещества в органическое, выделение кислорода и озона в атмосферу, поглощение из воздуха и воды углекислого газа. Растения являются важной частью биологических ресур-

---

[1] «Собрание узаконений и распоряжений рабоче-крестьянского правительства», № 38, 1928, стр. 181.

[2] «Собрание узаконений и распоряжений правительства за 1921 г.», № 65—492. М., 1944, стр. 813.

[3] СУ, № 63, 1921, стр. 459.

[4] СУ, № 2, 1922, стр. 29.

[5] См.: В. И. Ленин. Полн. собр. соч., изд. 5, т. 41. М., Госполитиздат, 1963, стр. 151.

сов Земли, издавна используемых человеком и животными. Растительный мир — источник разнообразного природного сырья, строительных материалов, многих химических веществ, продуктов питания человека и кормов для сельскохозяйственных и диких животных и птиц. Везде, во всех зонах и районах, встречаются полезные растения — лекарственные, пищевые, декоративные и др. Из 20 тыс. видов высших растений, образующих флору СССР, изучены далеко не все. Дикая флора СССР занимает бо́льшую часть территории Советского Союза, а на долю возделываемых растений — зерновых, овощных, плодовых, бахчевых и кормовых — приходится сравнительно небольшая часть.

Хотя дикие растения сами возобновляются, тем не менее в результате деятельности человека многие из них сократили свое распространение либо находятся на грани уничтожения. Таким образом, охрана природной флоры — одна из важных задач нашего времени. Особенно необходимо сохранить леса как источники древесины, многих пищевых и кормовых продуктов, мест обитания полезных животных и птиц. Леса имеют водоохранное, водорегулирующее (противоэрозионное), почвозащитное и климатическое значение. Они служат местом отдыха людей и удовлетворения их культурно-эстетических потребностей.

Кроме лесов, весьма важно сохранять естественные пастбища для домашних и диких животных. Известно, что пастбища и сенокосы доставляют до 70% кормов — этой базы животноводства.

Растительный покров в целом содержит множество других полезных растений, используемых в народном хозяйстве (в промышленности), а также в медицине. Заготовители растительного сырья не должны применять хищнические способы их заготовки, препятствующие возобновлению полезных растений и вызывающие разрушение растительного покрова.

Охрана природы касается также сохранения наиболее типичных ландшафтов, живописных уголков мест отдыха трудящихся и редких растений и животных, имеющих историческое значение. Охране также подлежит вся совокупность природных условий, равно как и лесопарковых зон, воздушной среды, рек, озер и других водных источников и т. д.

Важное место среди природоохранительных мер занимает создание заповедных территорий в интересах существующих и будущих поколений людей.

Охрана природы и рациональное использование ее ресурсов — задача многоплановая. Она важна не только в рамках одного государства, а для всего земного шара в целом. Особенно вредным является мнение, что человек должен «бороться с природой» и ее «переделывать». Еще Ф. Энгельс правильно сказал: «Не будем, однако, слишком обольщаться нашими победами над природой. За каждую такую победу она нам мстит. Каждая из этих побед имеет, правда, в первую очередь те последствия, на которые мы рассчитывали, но во вторую и третью очередь совсем другие, непредвиденные последствия, которые очень часто уничтожает значение первых»[1].

Как было показано выше, принципы рационального природопользования разрабатываются во всем мире. Недаром многие международные организации пристально интересуются этим делом и пытаются навести порядок на Земле в интересах будущих поколений человечества. Наиболее эффективно все эти мероприятия могут быть осуществлены в СССР и других социалистических странах, где на страже охраны природы стоит государство.

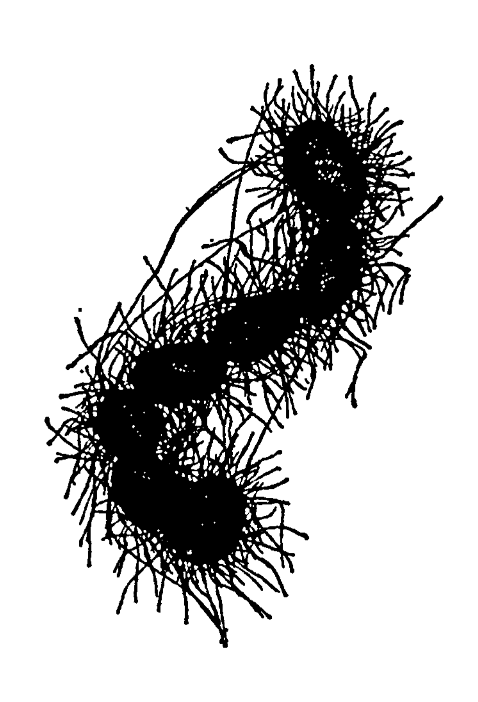
«Охрана природы» — понятие очень емкое, которое касается не только растительного покрова, животного мира, почвы и воды, но также и деятельности людей, строящих города и промышленные центры; вырубающих леса и утилизирующих разнообразные полезные ископаемые; изменяющих течение рек и их уровень; сбрасывающих в воду отходы промышленности и покрывающих землю отвалами горных пород; выпускающих в атмосферу вредные газы, копоть фабрик и заводов; использующих в сельском хозяйстве многие химические вещества (гербициды, пестициды, арборициды и дефолианты); засоряющих землю отбросами пластических веществ и строительным мусором и т. д.

Охранять природу — значит знать законы ее развития и взаимодействия с человеком. Идя к будущему, человек должен заключить с природой союз и сохранять ее повсеместно. В первую очередь надлежит охранять растительный покров Земли — нашего зеленого друга.

---

[1] К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., изд. 2, т. 20. М., Госполитиздат, 1961, стр. 495—496.

БАКТЕРИИ
И
АКТИНОМИЦЕТЫ



пустая страница

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БАКТЕРИЙ И АКТИНОМИЦЕТОВ

Бактерии (от слова bacterion — палочка) — это наиболее широко распространенная в природе группа микроорганизмов, представляющих собой большой и чрезвычайно разнообразный мир микроскопических существ. Клетки наиболее мелких шаровидных бактерий имеют в поперечнике менее 0,1 *мкм* (т. е. 0,0001 *мм*). Подавляющее большинство бактерий — это палочки, толщина которых в среднем составляет 0,5—1 *мкм*, а длина 2—3 *мкм*. Очень редко встречаются бактерии-«гиганты», клетки которых имеют в диаметре 5—10 *мкм*, а в длину достигают 30—100 *мкм*.

Крайне малые размеры клеток являются характерной, но не главной особенностью бактерий. Все бактерии представлены особым типом клеток, лишенных истинного ядра, окруженного ядерной мембраной. Аналогом ядра у бактерий является нуклеоид — ДНК-содержащая плазма, не отграниченная от цитоплазмы мембраной. Кроме того, для бактериальных клеток характерны отсутствие митохондрий, хлоропластов, а также особое строение и состав мембранных структур и клеточных стенок. Организмы, в клетках которых отсутствует истинное ядро, называются прокариотами (доядерными) или протоцитами (т. е. организмами с примитивной организацией клеток).

Бактерии, в широком смысле слова,— это прокариотные организмы. К прокариотам относятся такие группы микроорганизмов, как эубактерии, спирохеты, микоплазмы, миксобактерии, лучистые грибки (актиномицеты) и сине-зеленые водоросли (цианобактерии). Форма клеток у бактерий может быть не только палочковидной (цилиндрической), но и шаровидной (кокки), спиральной (вибрионы, спириллы, спирохеты). Актиномицеты же и родственные им организмы образуют длинные ветвящиеся клетки — гифы, формирующие мицелий (сплетение гиф). Клетки микоплазм, лишенные плотной оболочки, способны принимать самые причудливые, постоянно изменяющиеся формы.

Первооткрывателем мира бактерий был Антоний Левенгук — голландский естествоиспытатель XVII в., впервые создавший совершенную лупу-микроскоп, увеличивавший предметы в 160 — 270 раз. Со времен Левенгука техника исследования микробиологических объектов шагнула далеко вперед. Созданы световые микроскопы, увеличивающие объекты в 2000 и более раз. С помощью современного электронного микроскопа, увеличивающего предметы в 200 000 — 500 000 раз, можно различать и изучать самые мелкие микроорганизмы. Для сравнения на рисунке 1 показаны размеры волоса в микрометрах, изображение бактерии, полученное в световом микроскопе, и часть той же бактерии в поле зрения электронного микроскопа.

Вооруженная усовершенствованными приборами, микробиология все глубже и полнее познает свойства и особенности мира невидимых. Ученые-микробиологи разрабатывают новые методы наилучшего использования полезных микробов и пресечения деятельности вредных.

Разработанный русским микробиологом С. Н. Виноградским метод выращивания микробов в лабораториях на элективных (избирательных) питательных средах дал возмож-

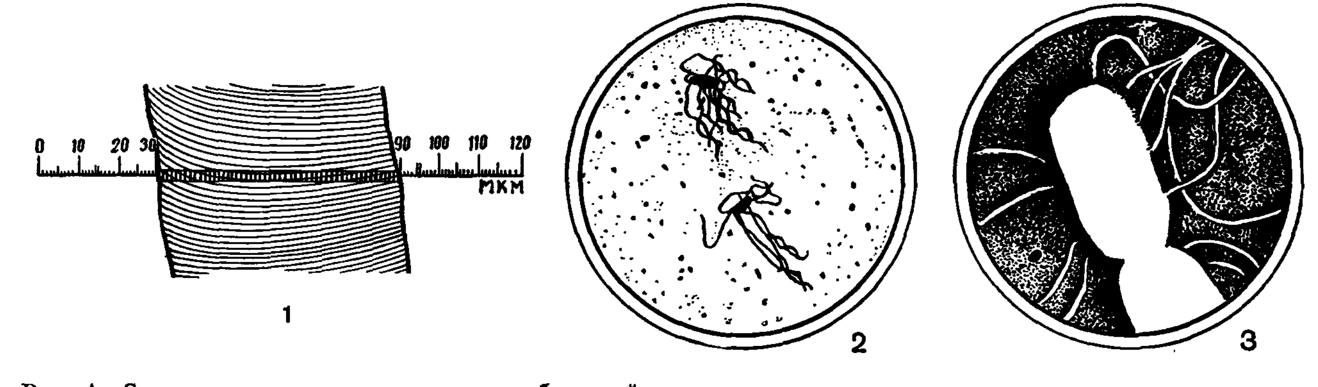


Рис. 1. Сравнительная величина волоса и бактерий:

1 — увеличенное изображение волоса (× 500); *2* — бактерии в поле зрения светового микроскопа (× 2000); *3* — бактерии под электронным микроскопом (× 20 000).

ность более подробно изучить различные микроорганизмы и их распространение в природе. Используя этот метод, ученые установили, что бактерии обнаруживаются всюду: в каждой капле даже самой чистой воды, в крупинках почвы, в воздухе, на скалах Земли Франца-Иосифа и в снегах полярных областей, в океане на Северном полюсе. Разнообразные виды бактерий найдены также в почвах пустыни Сахара, в грунте, взятом со дна океана на глубине 4 *км*, и в нефти, добытой из глубоко залегающих нефтяных пластов. Бактерии способны жить даже в воде горячих источников с температурой около 80° С.

Благодаря ничтожным размерам бактерии легко проникают в трещины, щели, поры. Они очень выносливы и приспособлены к неблагоприятным условиям существования: переносят высушивание, сильные холода, нагревание до 80 —90° С, не теряя при этом жизнеспособности. А споры бактерий выдерживают даже кипячение.

Бактерии играют важную роль в народном хозяйстве и в быту человека. Велика их роль в почвообразовательных процессах. Бактерии нашли широкое применение в растениеводстве и животноводстве, в различных отраслях пищевой промышленности. Микробиология все шире внедряется в текстильную и кожевенную отрасли промышленности. Такие производства, как мочка льна, обработка кожи, не могут обойтись без использования продуктов жизнедеятельности бактерий.

Необычайно велико значение бактерий в патогенезе заболеваний человека, животных и растений.

Почвенные бактерии оказывают большое влияние на рост и развитие растений. Вокруг корней и на корнях растений развивается большое количество различных видов бактерий, причем не всех видов, а только определенных, специфичных для каждого вида растений. Эта микрофлора может быть полезной или вредной для растения в зависимости от окружающей среды и состояния самого растения.

В процессе жизнедеятельности бактерии образуют ряд соединений, которые широко используются человеком: антибиотики, аминокислоты, витамины, ферменты и другие соединения. Много ценнейших биологически активных веществ, продуцируемых микроорганизмами, нам пока неизвестно. С каждым годом список этих соединений пополняется; мир микробов — неисчерпаемый источник различных важных веществ.

Громадное значение имеет геологическая деятельность бактерий. Бактерии принимают самое активное участие в круговороте веществ в природе. Все органические соединения и значительная часть неорганических подвергаются при этом существенным изменениям. И этот круговорот веществ является основой существования жизни на Земле.

Настоящий том посвящен прокариотным организмам (за исключением сине-зеленых водорослей, которые будут описаны в 3-м томе). Хотя раньше бактерии относили к растительным организмам, в настоящее время показано, что бактерии как прокариоты составляют особое царство живых существ, отличное от царств растений и животных. Следуя традиции, редакция начинает издание «Жизнь растений» с описания бактерий как низших организмов — протоцитов. В первой части раздела по бактериям (введении) кратко излагаются основные принципы классификации, строение клеток и обмен веществ у бактерий. Во второй части приводятся сведения об основных систематических группах бактерий. Заключают раздел главы, описывающие экологию, физиологические группы и биохимические особенности бактерий.

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ БАКТЕРИЙ И АКТИНОМИЦЕТОВ

Классификация живых существ является одним из наиболее трудных разделов биологической науки. В ней, как в фокусе, концентрируются все наши познания об организмах. Чем глубже и полнее наши сведения об организмах, тем точнее мы их классифицируем. С прогрессом биологической науки совершенствуется и классификация живых существ.

Систематика низших организмов совершенствуется крайне слабо. Объясняется это значительной бедностью морфологических и цитологических признаков у микробов, а также трудностями в изучении филогенеза этих существ.

В классификации бактерий существуют два направления. Первое — каталогизация форм — производится на основе какого-либо одного или нескольких признаков, часто случайных, не связанных между собой. Второе — это построение системы на основе филогенетических данных, полученных путем комплексного, всестороннего изучения организмов.

По мере изучения биологии бактерий исследователи начали применять для классификации, помимо морфологических, многие другие признаки: физиолого-биохимические, цитологические, серологические, иммунологические и др. В современных классификациях авторы используют любой признак, лишь бы он выделялся и давал возможность распознать изучаемый организм.

Специализация биохимической деятельности микроорганизмов побуждает некоторых исследователей подразделять бактерии на отдельные физиологические группы. Наиболее ярко выражена такая группировка в классификациях Орла-Иенсена и Берги. Бактерии подразделяются на основе их способности вызывать заболевания у человека, животных и растений; формируются особые группы патогенных и фитопатогенных форм только по одному этому признаку.

Не удивительно, что с каждым новым изданием определителя микробов меняется группировка микроорганизмов. Микроорганизмы перемещаются из одной таксономической группы в другую, причем перемещаются не только отдельные виды, но и роды и даже более высокие систематические единицы. В одной и той же группе организмы распределяются то по морфологическим признакам, то по физиологическим; к одной и той же группе относятся подвижные и неподвижные формы, грамположительные и грамотрицательные бактерии.

Невольно возникает вопрос: возможна ли классификация микробов не на формалистических принципах, не в целях каталогизации и диагностики, а на принципе филогенетических взаимоотношений, на основе родства изучаемых организмов? Можно ли строить филогенез бактерий подобно тому, как это осуществляется в классификации растительного мира?

Известно, что за последние десятилетия в области филогенетической систематики растений достигнуты большие успехи. Систематика растений строится на основе комплексных исследований различных дисциплин биологической науки: морфологии, цитологии, генетики, биохимии, серологии, геоботаники, палеоботаники и др.

Особенности строения бактерий не позволяют при их изучении применять все те методы, которые с успехом используются в ботанике. Простота строения бактерий, отсутствие типичного ядра и других органоидов в их клетках, а также полового процесса исключают возможность использования цитоморфологического метода в той степени, как это имеет место в систематике растений. Исключается здесь и исторический метод. Нам почти ничего не известно о далеком прошлом бактерий. Имеющиеся указания на окаменевшие остатки бактерий малочисленны и немного дают для разъяснения исторических процессов эволюционного развития этих организмов.

Бактерии широко распространены в природе, характерной их особенностью является космополитизм. Имеющиеся данные о географическом распределении и специфике бактерий пока не дают возможности использовать их в целях систематики.

Возможный и желательный биохимический метод систематики, к сожалению, применительно к микробиологии остается пока слабо разработанным. Однако некоторые биохимические работы представляют значительный интерес, так как дают основания для подразделения бактерий на группы и виды.

Современные классификации и схемы филогенеза организмов, несмотря на их умозрительность, побуждают исследователей по-новому относиться к накопленному экспериментальному материалу и систематизировать его с определенных позиций, а не по случайным признакам.

Быстрое размножение и развитие бактерий на питательных средах дают возможность проводить широкие эксперименты и получать результаты в короткий срок. Особенно это важно при массовом анализе большого числа поколе-

ний микроорганизмов. Как бы ни были скудны морфологические признаки у бактерий и лучистых грибков, все же в своей совокупности и при сравнительном анализе они с успехом используются в микробиологии для установления родства микроорганизмов.

Следует подчеркнуть, что один и тот же внешний морфологический признак микробов может иметь разное значение. Например, существенный для микобактерий признак ветвления клеток вовсе не характерен для таких истинных бактерий, как уксуснокислые бактерии, азотобактер и др. У микобактерий ветвление — нормальный формообразовательный процесс; у бактерий ветвление — патологический процесс, наблюдаемый при дегенеративном перерождении, ветвящиеся клетки у этих бактерий представляют инволюционные, отмирающие формы.

Наиболее приемлемый метод для выявления родства микробов — метод экспериментальной изменчивости. С помощью этого метода удалось выявить родство у некоторых бактерий и микобактерий, установить близость микококков с микобактериями, микобактерий с проактиномицетами, а проактиномицетов с актиномицетами.

Культуры актиномицетов и бактерий при длительном нахождении в субстратах, в которых имеется какой-либо искусственный источник питания, например сахар мальтоза, образуют штаммы, сбраживающие мальтозу. У сбраживающего мальтозу вида микроба появляется фермент, расщепляющий мальтозу. При истощении субстрата этот фермент утрачивается.

Такие изменения описаны у очень многих микробов: бактерий, актиномицетов, дрожжей и грибов. Имеются данные, показывающие, что изменения подобного типа связаны с генетическим аппаратом клетки.

Разрешение вопроса, связанного с определением вида, важно не только с позиции чисто познавательной, общебиологической, но и с рядом прикладных задач. Особенно велико практическое значение данного вопроса в препаративной микробиологии, инфекционном патогенезе человека, животных и растений, в технической и бродильной микробиологии и других областях. В промышленности и сельском хозяйстве, где действующим фактором являются бактерии, проблема вида и способы определения его имеют большое значение. Малейшие неточности в определении вида могут привести к нежелательным последствиям.

Решение важнейших биологических вопросов, таких, как изменчивость и наследственность, также тесно связано с определением вида. Практическая значимость данной проблемы побуждает специалистов все более углубленно заниматься ее разрешением. В настоящее время проблемой вида занимаются многочисленные лаборатории во всех странах мира.

В классификации организмов проблема вида является самой важной и трудной. Без определения вида нельзя строить классификацию. В бактериологии вид как основная систематическая единица остается весьма неопределенным. Трактовка вида разноречива, часто в зависимости от личных взглядов и вкусов специалиста в нее вносится много субъективного, специфического.

При изучении мира бактерий исходным положением должно быть признание таксономических единиц, прежде всего признание наличия видов как объективной реальности, существующей в природе.

Вид представляет собой продукт эволюции живой материи, имеющий свою историю развития, формирования и стабилизации в результате приспособления к условиям существования.

Методы познания вида могут меняться и уточняться по мере изучения биологии организма и развития науки о жизни. От линнеевского понимания вида как стабильной единицы до понимания вида Дарвином и современными биологами как развивающегося естествознание прошло большой путь.

Надо отметить, что для установления вида нельзя ограничиваться каким-либо одним признаком. Только по совокупности признаков — морфологических, культуральных, цитохимических, физиолого-биохимических и др.— можно охарактеризовать вид. Вид у бактерий определяется суммой разнообразных признаков и свойств.

Установлению вида у бактерий существенно помогает то, что этих микробов можно культивировать на искусственных питательных средах в чистом, изолированном виде и при этом наблюдать за развитием не только отдельных клеток, но и всей популяции в целом, отмечая любые видимые изменения на всех стадиях развития. Быстрый рост бактерий дает возможность разрешать многие вопросы, связанные с изменчивостью организма, его наследственной стабильностью, и вместе с этим устанавливать ведущие видовые признаки. Сопоставление культур в процессе их развития на определенных средах дает возможность выявить сходство или различие между ними.

При группировке бактерий мы придаем большое значение физиологическим показателям как систематическим признакам. Например, азотфиксаторы определяются по азотфиксации, клетчаткоразрушающие бактерии — по способности разлагать клетчатку и т. д. Большую

ценность имеют биохимические показатели: образование антибиотиков, спиртов, уксусной кислоты, молочной кислоты и др.

Некоторые виды микробов образуют различные пигменты: красные, синие, зеленые, оранжевые, бурые, черные и смешанных цветов. Большинство микробов не образуют пигментов, их колонии бесцветны. Пигменты — признак стабильный, который присущ определенным видам микробов. Этот признак может быть использован и в систематике бактерий. Биологическое значение пигментов пока малоизвестно.

Виды микроорганизмов подразделяются по совокупности морфологических, физиологических и биохимических признаков. У каждого организма много признаков, но не каждый признак может быть использован в систематике. Имеются признаки ведущие, характеризующие вид, и признаки соподчиненные. Ведущим признаком могут быть различные показатели у разных групп бактерий. Для одних видов таковыми является способность ассимилировать углеводы, для других — образовывать антибиотики, для третьих — сбраживать сахар или синтезировать специфические метаболиты, пигменты, кислоты, гормоны и т. д. У некоторых видов ведущим признаком является способность образовывать клубеньки на корнях или на листьях растений. Некоторые виды подразделяются по своим ферментативным свойствам, например уксуснокислые, молочнокислые, пропионовокислые и другие бактерии. Многие виды подразделяются по вирулентности и патогенности в отношении растений, животных и человека.

В последние годы большое внимание уделяется химическому составу клеток как дифференцирующему признаку. Одни исследователи предлагают подразделять виды по химическому составу клеточных оболочек, другие — по составу белков протоплазмы или нуклеиновых кислот, третьи — по составу только дезоксирибонуклеиновой кислоты.

Следует отметить, что в последнее время изучается рекомбинация отдельных видов бактерий и актиномицетов. Это явление напоминает гибридизацию у высших организмов. Установлено, что при контакте клеток (чаще дефектных) двух разных штаммов бактерий или актиномицетов свойства одного штамма переходят к другому. В результате получаются смешанные формы с признаками двух исходных культур. Такой процесс происходит между двумя родственными организмами.

В микробиологии может с успехом применяться филогенетический метод определения вида. Метод экспериментальной изменчивости дает возможность установить не только вариабильность и полиморфизм культур, но и по образовавшимся вариантам судить о родстве сопоставляемых культур.

В медицинской бактериологической практике широко применяется серологический метод (метод, с помощью которого изучаются антитела и связанные с ними реакции иммунитета — обезвреживание токсинов, агглютинация микробов и др.) для диагностицирования патогенности бактерий. Этот метод очень чувствителен, с его помощью выявляются штаммы, очень близкие между собой.

Тем не менее серологический метод не используется для систематики бактерий в той мере, как это следовало бы ожидать. В большинстве случаев при помощи его не удается выявлять или разделять виды. Многочисленные попытки в этом направлении дают противоречивые результаты, явно не согласующиеся с показателями, полученными другими методами. Серологический метод наиболее хорошо разработан для дифференцирования бактерий кишечной группы.

Для идентификации видов бактерий и актиномицетов микробиологи пытаются применить метод фаголизиса. Он основан на способности фагов лизировать (разрушать) клетки определенных видов бактерий. Имеются поли- и моновалентные фаги. Для дифференцирования видов пригодны только моновалентные фаги, которые обладают строгой специфичностью.

В фитопатологии для установления видов применяют паразитологический и токсикологический методы. Известно, что многие паразитические организмы — бактерии и грибы — строго специализированы в отношении выбора хозяина, поражают только определенные виды растений. У некоторых микроорганизмов эта специфика настолько тонкая и постоянная, что по ней можно определить вид.

Важным видовым показателем, по нашим наблюдениям, является специфика антагонизма. Микробы-антагонисты обладают способностью подавлять рост других микробов продуктами метаболизма — антибиотическими веществами. Антагонизм между культурами одного и того же вида не наблюдается. Этот признак весьма показателен, строго постоянен и легко воспроизводим. При помощи метода, в котором используется антагонизм микроорганизмов, удается выявить виды, не дифференцирующиеся другими способами.

В ботанической литературе часто употребляются термины «поливалентные» и «моновалентные» виды. Моновалентные виды представлены единичными формами или одной-единственной культурой, а поливалентные состоят из большого числа соподчиненных единиц: разновидностей, вариантов, форм и формирований.

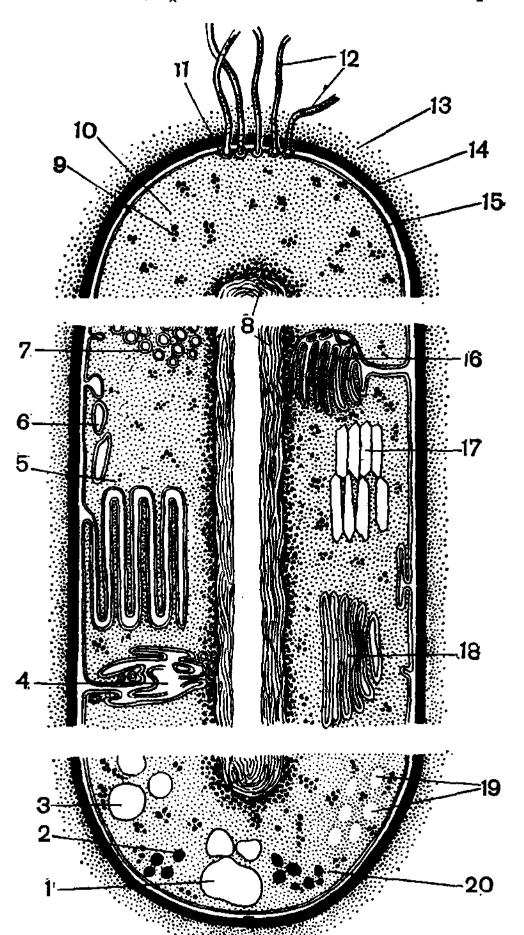
У многих видов бактерий поливалентность видов не обнаружена вследствие того, что мы не имеем достаточно основательных признаков для установления видов и, следовательно, разновидностей, форм и вариантов. Возможно, что у бактерий вообще нет моновалентных видов, состоящих из одного штамма. Более широко распространены в природе поливалентные виды.

Многие поливалентные формы по количественному составу и разнообразию форм, составляющих их, выходят за рамки объема вида и становятся надвидами, т. е. такими таксономическими группами, которые занимают промежуточное положение между родом и видом.

Итак, в мире бактерий существуют совершенно определенные виды как реально существующие таксономические единицы, а не вымышленные схемы. Понятие вида мы можем сформулировать так: в и д — это группа близких между собой организмов, имеющих общий корень происхождения и на данном этапе эволюции характеризующихся определенными морфологическими, биохимическими и физиологическими признаками, обособленных отбором от других видов и приспособленных к определенной среде обитания.

СТРОЕНИЕ И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ БАКТЕРИАЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Общая схема строения бактериальной клетки показана на рисунке 2. Внутренняя организация бактериальной клетки сложна. Каждая систематическая группа микроорганизмов имеет свои специфические особенности строения.



Клеточная стенка. Клетка бактерий одета плотной оболочкой. Этот поверхностный слой, расположенный снаружи от цитоплазматической мембраны, называют к л е т о ч н о й с т е н к о й (рис. 2, *14*). Стенка выполняет защитную и опорную функции, а также придает клетке постоянную, характерную для нее форму (например, форму палочки или кокка) и представляет собой наружный скелет клетки. Эта плотная оболочка роднит бактерии с растительными клетками, что отличает их от животных клеток, имеющих мягкие оболочки. Внутри бактериальной клетки осмотическое давление в несколько раз, а иногда и в десятки раз выше, чем во внешней среде. Поэтому клетка быстро разорвалась бы, если бы она не была защищена такой плотной, жесткой структурой, как клеточная стенка.

Толщина клеточной стенки 0,01—0,04 *мкм*. Она составляет от 10 до 50% сухой массы бактерий. Количество материала, из которого построена клеточная стенка, изменяется в течение роста бактерий и обычно увеличивается с возрастом.

Основным структурным компонентом стенок, основой их жесткой структуры почти у всех исследованных до настоящего времени бакте-

Рис. 2. Схематическое изображение строения бактериальной клетки (по Г. Шлегелю):

1 — гранулы поли-β-оксимасляной кислоты; *2* — жировые капельки; *3* — включения серы; *4* — трубчатые тилакоиды; *5* — пластинчатые тилакоиды; *6* — пузырьки; *7* — хроматофоры; *8* — ядро (нуклеоид); *9* — рибосомы; *10* — цитоплазма; *11* — базальное тельце; *12* — жгутики; *13* — капсула; *14* — клеточная стенка; *15* — цитоплазматическая мембрана; *16* — мезосома; *17* — газовые вакуоли; *18* — ламеллярные структуры; *19* — граяулы полисахарида; *20* — гранулы полифосфата.
Основные структуры бактериальной клетки представлены в верхней части рисунка, дополнительные, мембранные структуры, имеющиеся у фототрофных и нефототрофных бактерий,— в средней части, а включения запасных веществ — в нижней части.

рий является муреин (гликопептид, мукопептид). Это органическое соединение сложного строения, в состав которого входят сахара, несущие азот,— аминосахара и 4—5 аминокислот. Причем аминокислоты клеточных стенок имеют необычную форму (D-стереоизомеры), которая в природе редко встречается.

Составные части клеточной стенки, ее компоненты, образуют сложную прочную структуру (рис. 3, 4 и 5).

С помощью способа окраски, впервые предложенного в 1884 г. Кристианом Грамом, бактерии могут быть разделены на две группы: грамположительные и грамотрицательные. Грамположительные организмы способны связывать некоторые анилиновые красители, такие, как кристаллический фиолетовый, и после обработки иодом, а затем спиртом (или ацетоном) сохранять комплекс иод-краситель. Те же бактерии, у которых под влиянием этилового спирта этот комплекс разрушается (клетки обесцвечиваются), относятся к грамотрицательным.

Химический состав клеточных стенок грамположительных и грамотрицательных бактерий различен.

У грамположительных бактерий в состав клеточных стенок входят, кроме мукопептидов, полисахариды (сложные, высокомолекулярные сахара), тейхоевые кислоты (сложные по составу и структуре соединения, состоящие из сахаров, спиртов, аминокислот и фосфорной кислоты). Полисахариды и тейхоевые кислоты связаны с каркасом стенок — муреином. Какую структуру образуют эти составные части клеточной стенки грамположительных бактерий, мы пока еще не знаем. С помощью электронных фотографий тонких срезов (слоистости) в стенках грамположительных бактерий не обнаружено. Вероятно, все эти вещества очень плотно связаны между собой.

Стенки грамотрицательных бактерий более сложные по химическому составу, в них содержится значительное количество липидов (жиров), связанных с белками и сахарами в сложные комплексы — липопротеиды и липополисахариды. Муреина в клеточных стенках грамотрицательных бактерий в целом меньше, чем у грамположительных бактерий. Структура стенки грамотрицательных бактерий также более сложная. С помощью электронного микроскопа было установлено, что стенки этих бактерий многослойные (рис. 6).

Внутренний слой состоит из муреина. Над ним находится более широкий слой из неплотно упакованных молекул белка. Этот слой в свою очередь покрыт слоем липополисахарида. Самый верхний слой состоит из липопротеидов.

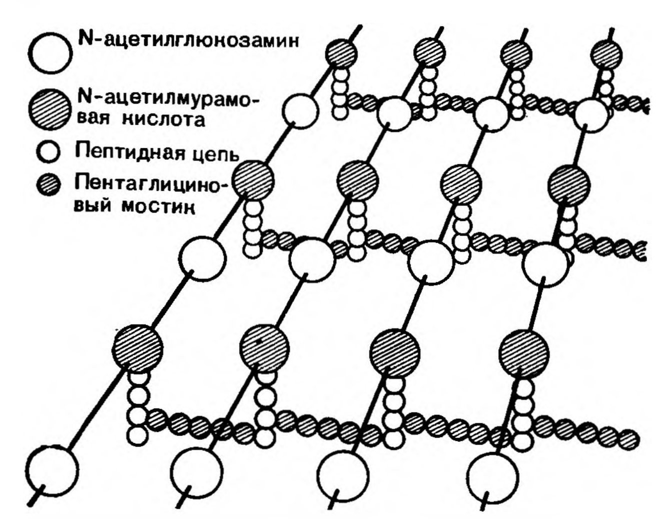


Рис. 3. Схематическое изображение структуры гликопептида клеточной стенки.

К полисахаридным цепочкам, состоящим из N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой кислоты, присоединены цепочки из аминокислотных единиц — пептиды. Пептиды, связанные друг с другом пептаглициновыми мостиками, образуют поперечные связи полисахаридных цепочек.

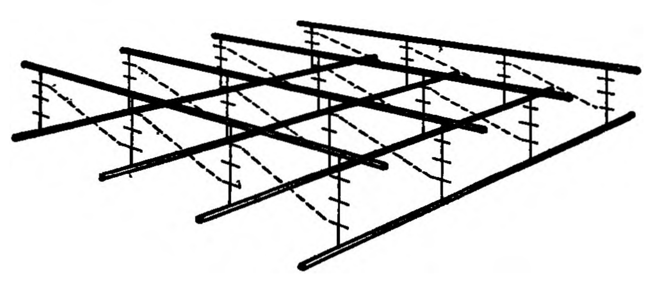


Рис. 4. Расположение макромолекул гликопептида клеточной стенки.

Жирными линиями показаны скелеты полисахаридных цепей, расположенные ближе к поверхности; более тонкими — подстилающие их полисахаридные цепи. Линии с поперечными штрихами изображают пептидные цепочки, связывающие эти полисахаридные цепи. Межпептидные мостики, состоящие из пяти остатков глицина, обозначены пунктирными линиями.

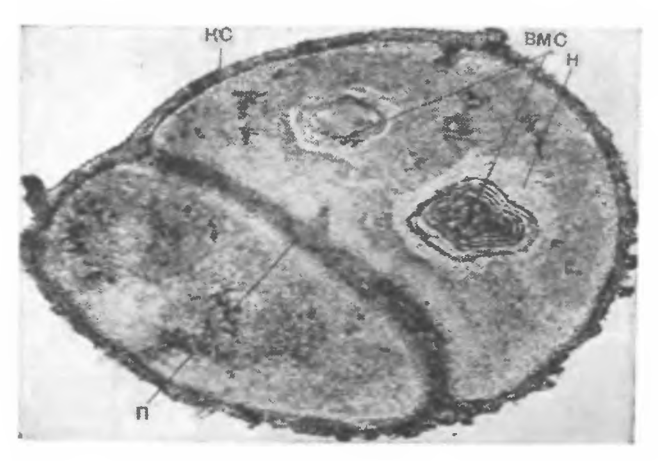


Рис. 5. Тонкое строение клеток грамположительных кокков — Micrococcus aurantiacus.

кс — клеточная стенка; п — перегородка; вмс — внутрицитоплазматические мембранные структуры; н — нуклеоид. Увел. ×65 000.

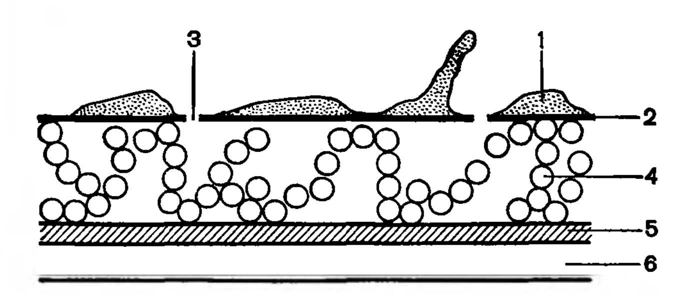


Рис. 6. Схематическое изображение клеточной стенки грамотрицательных бактерий — Bacterium coli (по Роузу):

1 — липопротеидный слой с выступами и бугорками; 2 — липополисахаридный слой; 3 — каналы; 4 — рыхлоупакованные молекулы белка; 5 — гликопептидный слой; 6 — цитоплазматическая мембрана.

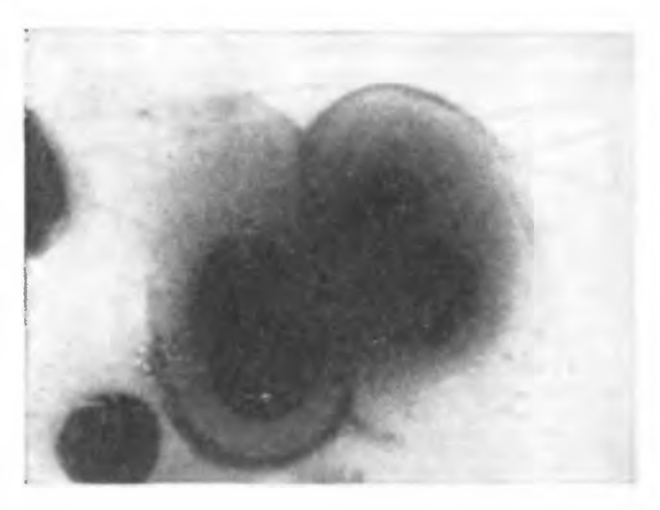


Рис. 7. Капсула клеток Azotobacter chroococcum. Увел. × 25 000.

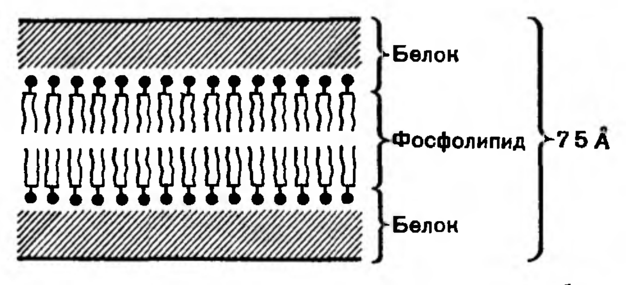


Рис. 8. Схема строения цитоплазматической мембраны.

Клеточная стенка проницаема: через нее питательные вещества свободно проходят в клетку, а продукты обмена выходят в окружающую среду. Крупные молекулы с большим молекулярным весом не проходят через оболочку.

Капсула. Клеточная стенка многих бактерий сверху окружена слоем слизистого материала — капсулой (рис. 7). Толщина капсулы может во много раз превосходить диаметр самой клетки, а иногда она настолько тонкая, что ее можно увидеть лишь через электронный микроскоп, — микрокапсула.

Капсула не является обязательной частью клетки, она образуется в зависимости от условий, в которые попадают бактерии. Она служит защитным покровом клетки и участвует в водном обмене, предохраняя клетку от высыхания.

По химическому составу капсулы чаще всего представляют собой полисахариды. Иногда они состоят из гликопротеидов (сложные комплексы сахаров и белков) и полипептидов (род Bacillus), в редких случаях — из клетчатки (род Acetobacter).

Слизистые вещества, выделяемые в субстрат некоторыми бактериями, обусловливают, например, слизисто-тягучую консистенцию испорченного молока и пива.

Цитоплазма. Все содержимое клетки, за исключением ядра и клеточной стенки, называется цитоплазмой. В жидкой, бесструктурной фазе цитоплазмы (матриксе) находятся рибосомы, мембранные системы, митохондрии, пластиды и другие структуры, а также запасные питательные вещества. Цитоплазма обладает чрезвычайно сложной, тонкой структурой (слоистая, гранулярная). С помощью электронного микроскопа раскрыты многие интересные детали строения клетки.

Внешний липопротеидный слой протопласта бактерий, обладающий особыми физическими и химическими свойствами, называется цитоплазматической мембраной (рис. 2, *15*).

Внутри цитоплазмы находятся все жизненно важные структуры и органеллы.

Цитоплазматическая мембрана выполняет очень важную роль — регулирует поступление веществ в клетку и выделение наружу продуктов обмена.

Через мембрану питательные вещества могут поступать в клетку в результате активного биохимического процесса с участием ферментов. Кроме того, в мембране происходит синтез некоторых составных частей клетки, в основном компонентов клеточной стенки и капсулы. Наконец, в цитоплазматической мембране находятся важнейшие ферменты (биологические катализаторы). Упорядоченное расположение

ферментов на мембранах позволяет регулировать их активность и предотвращать разрушение одних ферментов другими. С мембраной связаны рибосомы — структурные частицы, на которых синтезируется белок. Мембрана состоит из липопротеидов. Она достаточно прочна и может обеспечить временное существование клетки без оболочки. Цитоплазматическая мембрана составляет до 20% сухой массы клетки.

На электронных фотографиях тонких срезов бактерий цитоплазматическая мембрана представляется в виде непрерывного тяжа толщиной около 75Å, состоящего из светлого слоя (липиды), заключенного между двумя более темными (белки). Каждый слой имеет ширину 20—30Å. Такая мембрана называется элементарной (табл. 30, рис. 8).

Между плазматической мембраной и клеточной стенкой имеется связь в виде десмозов — мостиков. Цитоплазматическая мембрана часто дает инвагинации — впячивания внутрь клетки. Эти впячивания образуют в цитоплазме особые мембранные структуры, названные мезосомами. Некоторые виды мезосом представляют собой тельца, отделенные от цитоплазмы собственной мембраной. Внутри таких мембранных мешочков упакованы многочисленные пузырьки и канальцы (рис. 2). Эти структуры выполняют у бактерий самые различные функции. Одни из этих структур — аналоги митохондрий. Другие выполняют функции эндоплазматической сети или аппарата Гольджи. Путем инвагинации цитоплазматической мембраны образуется также фотосинтезирующий аппарат бактерий. После впячивания цитоплазмы мембрана продолжает расти и образует стопки (табл. 30), которые по аналогии с гранулами хлоропластов растений называют стопками тилакоидов. В этих мембранах, часто заполняющих собой бóльшую часть цитоплазмы бактериальной клетки, локализуются пигменты (бактериохлорофилл, каротиноиды) и ферменты (цитохромы), осуществляющие процесс фотосинтеза.

В цитоплазме бактерий содержатся рибосомы — белок-синтезирующие частицы диаметром 200Å. В клетке их насчитывается больше тысячи. Состоят рибосомы из РНК и белка. У бактерий многие рибосомы расположены в цитоплазме свободно, некоторые из них могут быть связаны с мембранами.

Рибосомы являются центрами синтеза белка в клетке. При этом они часто соединяются между собой, образуя агрегаты, называемые полирибосомами или полисомами.

В цитоплазме клеток бактерий часто содержатся гранулы различной формы и размеров. Однако их присутствие нельзя рассматривать как какой-то постоянный признак микроорганизма, обычно оно в значительной степени связано с физическими и химическими условиями среды. Многие цитоплазматические включения состоят из соединений, которые служат источником энергии и углерода. Эти запасные вещества образуются, когда организм снабжается достаточным количеством питательных веществ, и, наоборот, используются, когда орга-

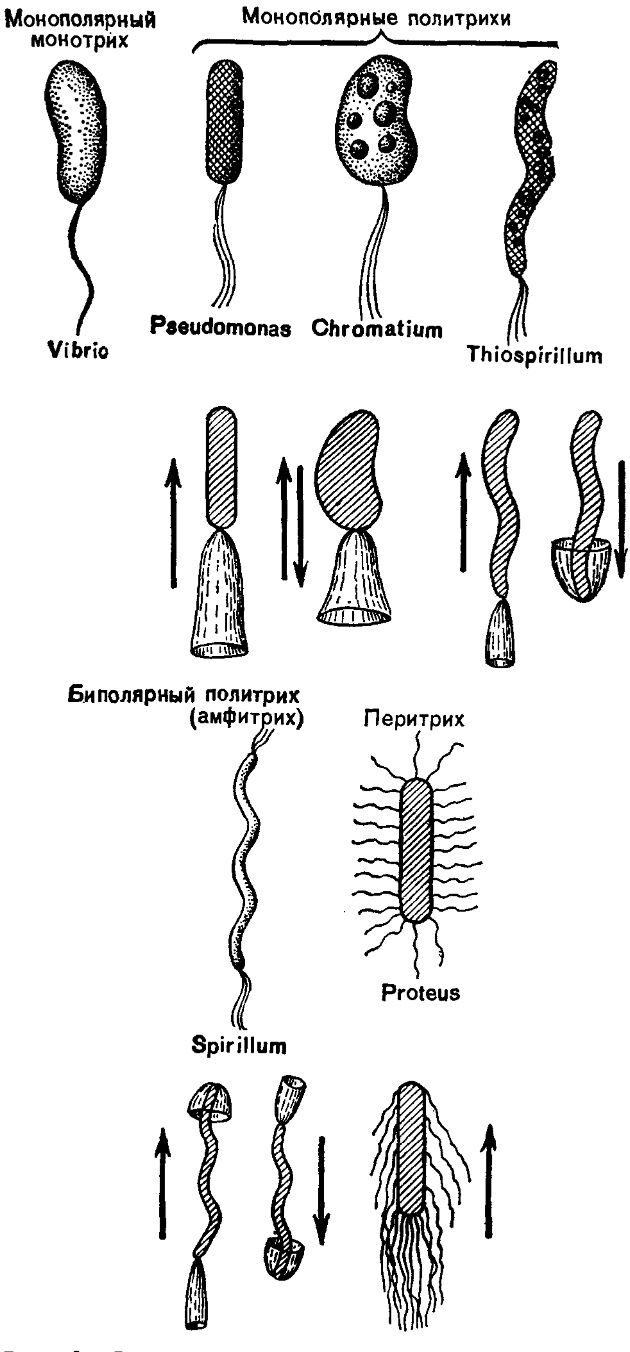


Рис. 9. Основные типы расположения жгутиков и направления движений бактерий.

низм попадает в условия, менее благоприятные в отношении питания.

У многих бактерий гранулы состоят из крахмала или других полисахаридов — гликогена и гранулезы. У некоторых бактерий при выращивании на богатой сахарами среде внутри клетки встречаются капельки жира. Другим широко распространенным типом гранулярных включений является волютин (метахроматиновые гранулы). Эти гранулы состоят из полиметафосфата (запасное вещество, включающее остатки фосфорной кислоты). Полиметафосфат служит источником фосфатных групп и энергии для организма. Бактерии чаще накапливают волютин в необычных условиях питания, например на среде, не содержащей серы. В цитоплазме некоторых серных бактерий находятся капельки серы.

Помимо различных структурных компонентов, цитоплазма состоит из жидкой части — растворимой фракции. В ней содержатся белки, различные ферменты, т-РНК, некоторые пигменты и низкомолекулярные соединения — сахара, аминокислоты.

В результате наличия в цитоплазме низкомолекулярных соединений возникает разность в осмотическом давлении клеточного содержимого и наружной среды, причем у разных микроорганизмов это давление может быть различным. Наибольшее осмотическое давление отмечено у грамположительных бактерий — 30 *атм*, у грамотрицательных бактерий оно гораздо ниже — 4—8 *атм*.

Ядерный аппарат. В центральной части клетки локализовано ядерное вещество — дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК).

У бактерий нет такого ядра, как у высших организмов (эукариотов), а есть его аналог — «ядерный эквивалент» — нуклеоид (см. рис. 2, *8*), который является эволюционно более примитивной формой организации ядерного вещества. Микроорганизмы, не имеющие настоящего ядра, а обладающие его аналогом, относятся к прокариотам. Все бактерии — прокариоты. В клетках большинства бактерий основное количество ДНК сконцентрировано в одном или нескольких местах. В клетках эукариотов ДНК находится в определенной структуре — ядре. Ядро окружено оболочкой— мембраной.

У бактерий ДНК упакована менее плотно, в отличие от истинных ядер; нуклеоид не обладает мембраной, ядрышком и набором хромосом. Бактериальная ДНК не связана с основными белками — гистонами — и в нуклеоиде расположена в виде пучка фибрилл.

Жгутики. На поверхности некоторых бактерий имеются придаточные структуры; наиболее широко распространенными из них являются жгутики — органы движения бактерий.

Жгутик закрепляется под цитоплазматической мембраной с помощью двух пар дисков (см. на стр. 206). У бактерий может быть один, два или много жгутиков. Расположение их различно: на одном конце клетки, на двух, по всей поверхности и т. д. (рис. 9). Жгутики бактерий имеют диаметр 0,01—0,03 *мкм*, длина их может во много раз превосходить длину клетки. Бактериальные жгутики состоят из белка — флагеллина — и представляют собой скрученные винтообразные нити.

На поверхности некоторых бактериальных клеток имеются тонкие ворсинки — фимбрии. Подробнее они описаны на странице 205.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ У БАКТЕРИЙ

При сравнительно бедных морфологических признаках бактерии отличаются большим разнообразием осуществляемых ими в природе превращений веществ.

Бактерии в совокупности с другими группами микроорганизмов выполняют колоссальную химическую работу. При их участии происходит разложение сложных органических веществ — растительных и животных отстатков— до простых минеральных соединений: углекислоты, аммиака, нитратов, сульфатов и др.,— которые вновь ассимилируются растениями, а затем поступают в организм животного. Таким образом на Земле осуществляется в колоссальном масштабе круговорот жизненно необходимых элементов: углерода, азота, серы, фосфора, железа и др., и бактерии являются важнейшим звеном в этом процессе.

Превращая различные соединения, бактерии получают необходимую для их жизнедеятельности энергию и питательные вещества. Процессы обмена веществ, способы добывания энергии и потребности в материалах для построения веществ своего тела у бактерий чрезвычайно разнообразны.

Одни из бактерий нуждаются в готовых органических веществах — аминокислотах, углеводах, витаминах,— которые должны присутствовать в среде, так как сами не могут их синтезировать. Такие микроорганизмы называются гетеротрофами. Другие бактерии все потребности в углероде, необходимом для

синтеза органических веществ тела, удовлетворяют исключительно за счет углекислоты. Они называются автотрофами.

По своим потребностям гетеротрофы очень разнообразны: некоторые из них нуждаются в большом наборе аминокислот, витаминов, углеводов и т. д.; другие требуют наличия в среде лишь небольшого числа готовых аминокислот, потребности в витаминах у них могут быть ограничены. Есть и такие формы, которые могут сами синтезировать все вещества: белки, сахара, жиры и т. д., если в среде, где происходит их развитие, присутствует всего одно или несколько простых органических соединений. Такие гетеротрофные организмы ближе стоят к автотрофам.

Каждый организм для поддержания жизни и осуществления процессов, совокупность которых составляет обмен веществ, нуждается в постоянном и непрерывном притоке энергии.

Гетеротрофные микроорганизмы получают энергию при окислении органических веществ кислородом или при сбраживании (без участия кислорода).

Типы окислительных процессов в мире бактерий исключительно разнообразны. Эти микроорганизмы могут окислять любые имеющиеся в природе органические вещества. Если бы в природе существовало какое-либо органическое вещество (продукт животного или растительного происхождения), которое не могло бы быть окислено каким-либо микробом, то оно неизбежно накапливалось бы на поверхности Земли, а этого не происходит. Только в недрах, изолированных от кислорода, могут сохраняться органические вещества — нефть, уголь. Против микробного окисления не могут устоять даже искусственно полученные синтетические вещества, отсутствующие в природе. Но не каждый вид бактерий может разлагать все органические вещества.

Есть формы, приспособленные к использованию лишь небольшого числа веществ, есть и более универсальные.

Более того, бактерии способны окислять не только органические, но и неорганические соединения. Окисление бактериями неорганических веществ — серы, аммиака, нитратов, соединений железа, водорода и др., в процессе которого происходит синтез органических веществ из углекислоты, называется хемосинтезом, а бактерии, осуществляющие этот процесс,— хемосинтетиками.

Различные вещества могут окисляться не только кислородом воздуха, но и соединениями, богатыми кислородом: нитратами, сульфатами и карбонатами. Денитрифицирующие и такие специализированные бактерии, как десульфатирующие и метановые, в анаэробных условиях могут окислять органические, а также неорганические вещества при помощи этих соединений, которые при этом восстанавливаются соответственно до азота, аммиака, водорода и метана.

Особенностью окисления органических веществ бактериями, как и другими микробами, является то, что оно не обязательно идет до конца как дыхание, т. е. до образования углекислого газа и воды, и в среде остаются продукты неполного окисления.

Механизмы окислительных процессов у микроорганизмов часто включают те или иные стадии дыхания. Огромное разнообразие окисляемых веществ предполагает существование разных механизмов окисления.

ДЫХАНИЕ

Дыхание является самой совершенной формой окислительного процесса и наиболее эффективным способом получения энергии. Главное преимущество дыхания состоит в том, что энергия окисляемого вещества — субстрата, на котором микроорганизм растет, используется наиболее полно. Поэтому в процессе дыхания перерабатывается гораздо меньше субстрата для получения определенного количества энергии, чем, например, при брожениях.

Процесс дыхания заключается в том, что углеводы (или белки, жиры и другие запасные вещества клетки) разлагаются, окисляясь кислородом воздуха, до углекислого газа и воды. Выделяющаяся при этом энергия расходуется на поддержание жизнедеятельности организмов, рост и размножение. Бактерии вследствие ничтожно малых размеров своего тела не могут накапливать значительного количества запасных веществ. Поэтому они используют в основном питательные соединения среды.

В общем виде дыхание можно представить следующим уравнением:

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{кислород}}{6O_2} = \underset{\text{углекислый газ}}{6CO_2} + \underset{\text{вода}}{6H_2O} + \underset{\text{энергия}}{2{,}87 \cdot 10^6\ \textit{дж.}}$$

За этой простой формулой скрывается сложная цепь химических реакций, каждая из которых катализируется специфическим ферментом.

Ферментативные реакции, происходящие в процессе дыхания, в настоящее время хорошо изучены. Схема реакций оказалась универсальной, т. е. в принципе одинаковой у животных, растений и многих микроорганизмов, в том числе бактерий. Процесс дыхания при окислении глюкозы складывается из следующих основных этапов (рис. 10).

Сначала происходит образование фосфорных эфиров глюкозы — моно-

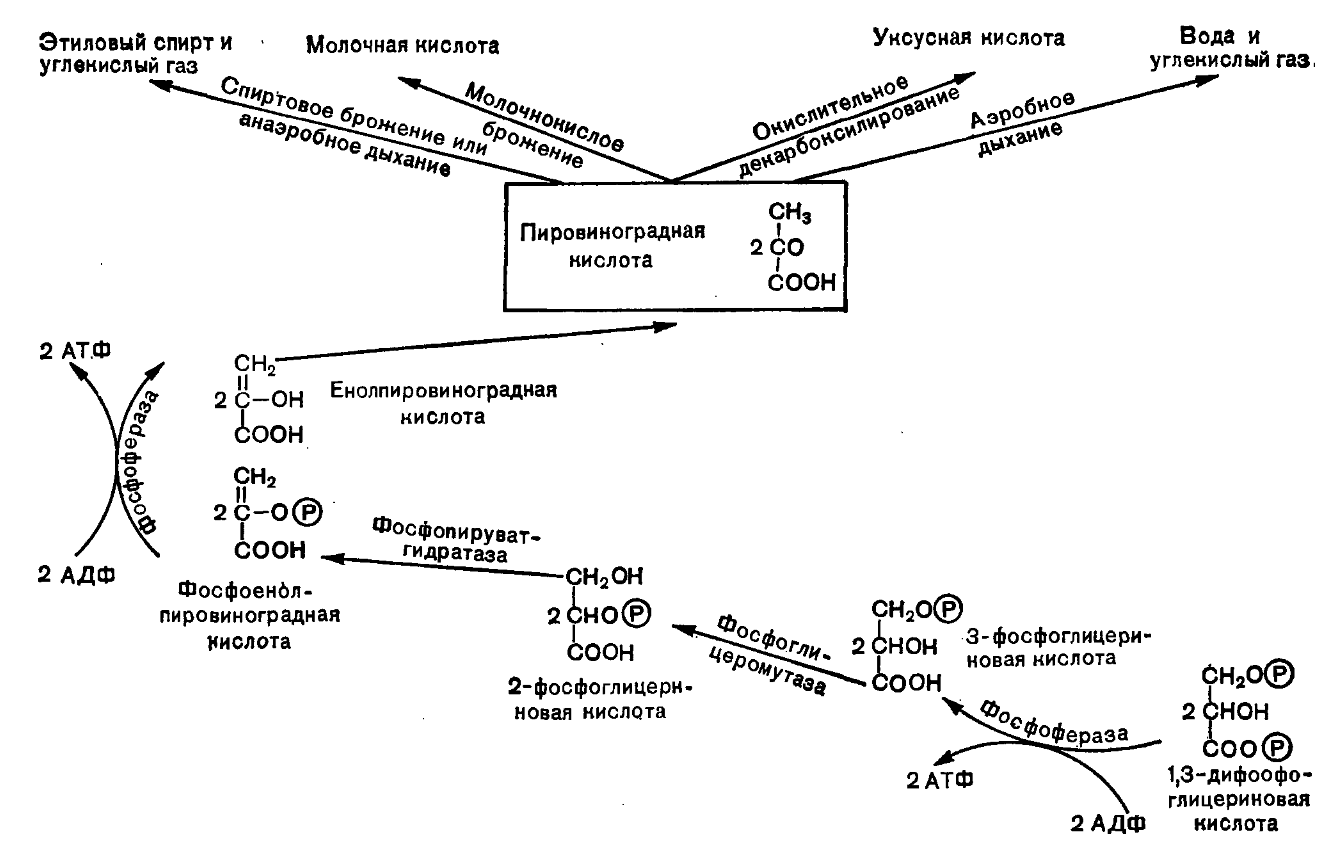


Рис. 10. Роль пировиноградной кислоты в процессах дыхания и брожения.

фосфата, затем дифосфата. Фосфорная кислота переносится определенными ферментами (трансферазами) с аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) — вещества, имеющего три остатка фосфорной кислоты, соединенных макроэргическими связями. (На присоединение фосфорной кислоты тратится $3{,}4 \cdot 10^4$ *дж* энергии на 1 грамм-молекулу. Поэтому образовавшаяся связь называется макроэргической.) Биологический смысл первых реакций фосфорилирования заключается в активировании глюкозы — присоединение фосфора к глюкозе делает ее более реакционноспособной, лабильной, определяет возможность дальнейшего расщепления глюкозы.

Активированная глюкоза в форме дифосфата далее расщепляется на два триозофосфата (трехуглеродные соединения): фосфоглицериновый альдегид и диоксиацетонфосфат, которые могут обратимо превращаться друг в друга.

Далее в обмен вступает фосфоглицериновый альдегид, он окисляется в дифосфоглицериновую кислоту. Назначение этого процесса заключается в отщеплении атомов водорода от окисляемого субстрата и переносе водорода с помощью специфических окислительных ферментов к кислороду воздуха (см. рис. 10, 11).

Водород от фосфоглицеринового альдегида присоединяется к ферменту — никотинамиддинуклеотиду (НАД); при этом альдегид окисляется до кислоты и выделяется энергия. Часть этой энергии тратится на образование АТФ; при этом присоединяется фосфорная кислота к аденозиндифосфату — АДФ. При гидролизе АТФ энергия освобождается и может быть затрачена на различные процессы синтеза белка и другие нужды клетки.

Фосфоглицериновая кислота окисляется до пировиноградной кислоты. При этом также образуется АТФ, т. е. запасается энергия.

На этом завершается первая — анаэробная — стадия процесса дыхания, которая носит название гликолитического пути или пути Эмбдена — Мейергофа — Парнаса. Для осуществления этих реакций кислород не требуется. Образовавшаяся пировиноградная кислота ($CH_3COCOOH$) является интереснейшим и очень важным соединением. Пути расщепления глюкозы в процессе дыхания и многих брожений,

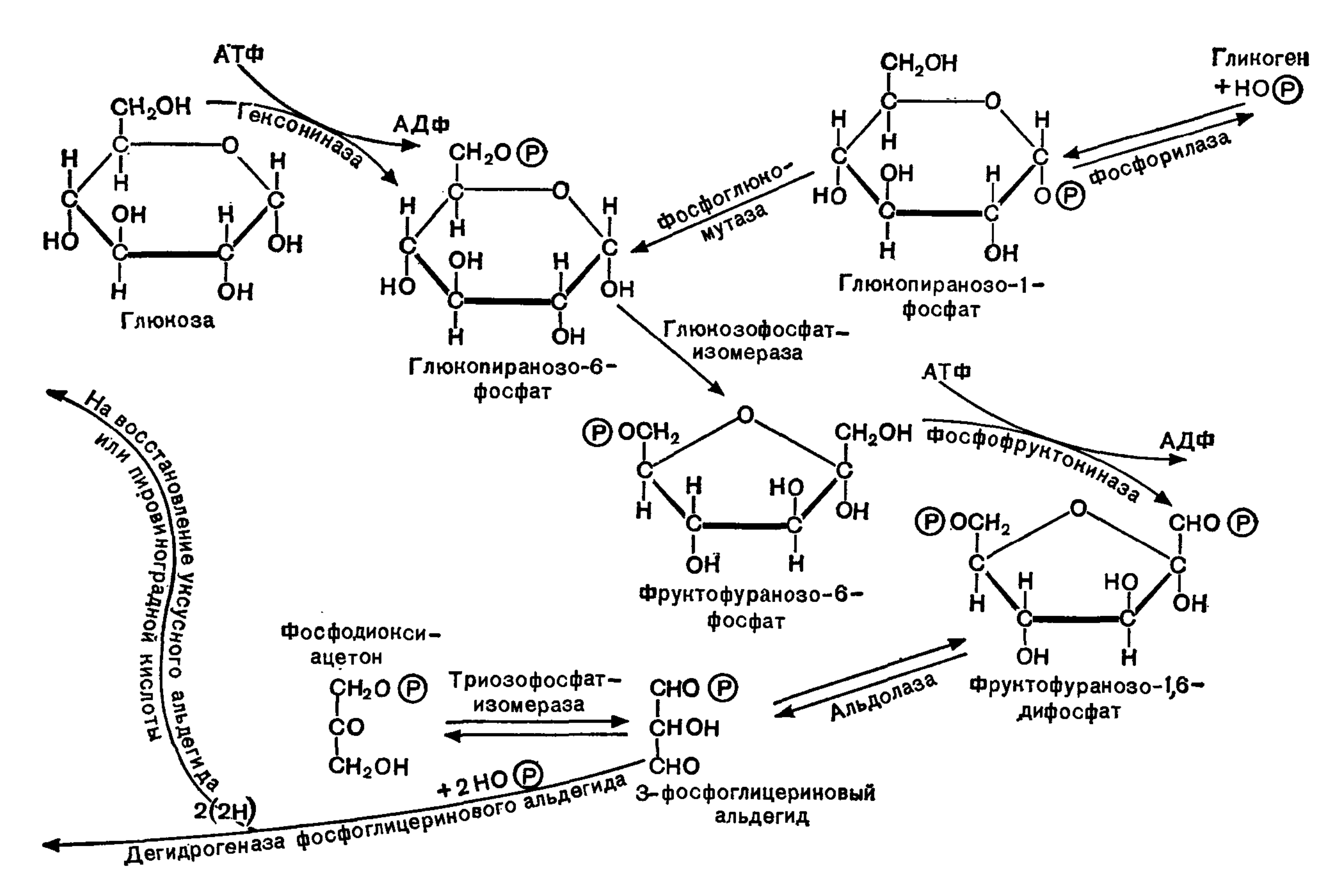


Рис. 11. Схема гликолитического пути расщепления углеводов.

вплоть до образования пировиноградной кислоты, идут совершенно одинаково, что впервые было установлено русским биохимиком С. П. Костычевым. Пировиноградная кислота является тем центральным пунктом, от которого расходятся пути дыхания и брожений, откуда начинается специфическая для данного процесса цепь ферментативных превращений — специфическая цепь химических реакций (рис. 11).

В процессе дыхания пировиноградная кислота вступает в цикл трикарбоновых кислот (рис. 12). Это сложный замкнутый круг превращений, в результате которых образуются органические кислоты с 4, 5 и 6 атомами углерода (яблочная, молочная, фумаровая, α-кетоглутаровая и лимонная) и отщепляется углекислота.

Прежде всего от пировиноградной кислоты, содержащей три атома углерода, отщепляется CO_2 — образуется уксусная кислота, которая с коферментом А образует активное соединение — ацетилкоэнзим А. Он передает остаток уксусной кислоты (ацетил) на щавелевоуксусную кислоту (4 атома углерода), и образуется лимонная кислота (6 атомов углерода). Лимонная кислота претерпевает несколько превращений, в результате выделяется CO_2 и образуется пятиуглеродное соединение — α-кетоглутаровая кислота. От нее тоже отщепляется CO_2 (третья молекула углекислого газа), и образуется янтарная кислота (4 атома углерода), которая затем превращается в фумаровую, яблочную и, наконец, щавелевоуксусную кислоту. На этом цикл замыкается. Щавелевоуксусная кислота снова может вступить в цикл.

Таким образом, в цикл вступает трехуглеродная пировиноградная кислота, и по ходу превращений выделяются 3 молекулы CO_2.

Водород пировиноградной кислоты, освобождающийся при дегидрировании в аэробных условиях, не остается свободным — он поступает в дыхательную цепь (так же, как водород глицеринового альдегида, отнятый при превращении его в глицериновую кислоту). Это — цепь окислительных ферментов.

Ферменты, которые первыми берут на себя водород от окисляемого субстрата, называются первичными дегидрогеназами.

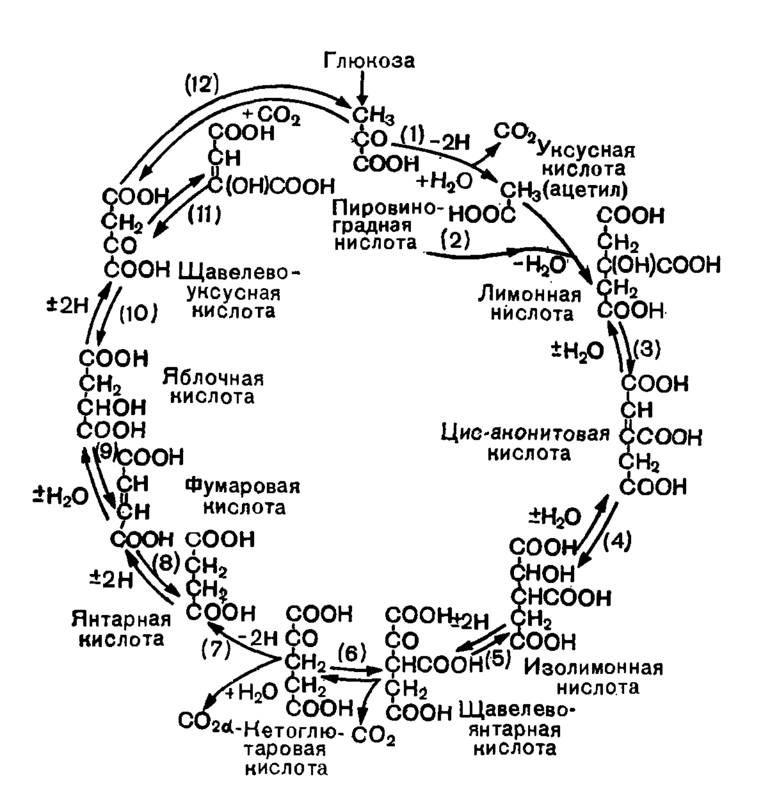


Рис. 12. Цикл трикарбоновых кислот. Стрелками показано направление, а номерами — порядок реакций.

В их состав входят ди- или трипиридин-нуклеотиды: НАД или НАДФ и специфический белок. Механизм присоединения водорода — один и тот же:

Окисляемое вещество — H_2 + НАД →
→ окисленное вещество + НАД·H_2

Водород, полученный дегидрогеназой, затем присоединяется к следующей ферментной системе — флавиновым ферментам (ФМН или ФАД).

От флавиновых ферментов электроны попадают на цитохромы — железосодержащие протеиды (сложные белки). По цепи цитохромов передается не атом водорода, а только электроны. При этом происходит изменение валентности железа: $Fe^{++} - e \rightarrow Fe^{+++}$

Заключительная реакция дыхания — это присоединение протона и электрона к кислороду воздуха и образование воды. Но прежде происходит активирование молекулы кислорода под действием фермента цитохромоксидазы. Активирование сводится к тому, что кислород приобретает отрицательный заряд за счет присоединения электрона окисляемого вещества. К активированному кислороду присоединяется водород (протон), образуя воду.

Кроме упомянутой цепи переносчиков электронов и водорода, известны и другие. Процесс этот гораздо более сложен, чем изложенная схема.

Биологический смысл этих превращений заключается в окислении веществ и образовании энергии. В результате окисления молекулы сахара (глюкозы) в АТФ запасается $12,6 \cdot 10^5$ *дж* энергии, в самой молекуле сахара содержится $28,6 \cdot 10^5$ *дж*, следовательно, полезно используется 44% энергии. Это очень высокий коэффициент полезного действия, если сравнить его с к. п. д. современных машин.

В процессе дыхания образуется огромное количество энергии. Если вся она выделилась бы сразу, то клетка перестала бы существовать. Но этого не происходит, потому что энергия выделяется не вся сразу, а ступенчато, небольшими порциями. Выделение энергии небольшими дозами обусловлено тем, что дыхание представляет собой многоступенчатый процесс, на отдельных этапах которого образуются различные промежуточные продукты (с разной длиной углеродной цепочки) и выделяется энергия. Выделяющаяся энергия не расходуется в виде тепла, а запасается в универсальном макроэргическом соединении — АТФ. При расщеплении АТФ энергия может использоваться в любых процессах, необходимых для поддержания жизнедеятельности организма: на синтез различных органических веществ, механическую работу, поддержание осмотического давления протоплазмы и т. д.

Дыхание является процессом, дающим энергию, однако его биологическое значение этим не ограничивается. В результате химических реакций, сопровождающих дыхание, образуется большое количество промежуточных соединений. Из этих соединений, имеющих различное количество углеродных атомов, могут синтезироваться самые разнообразные вещества клетки: аминокислоты, жирные кислоты, жиры, белки, витамины.

Поэтому обмен углеводов определяет остальные обмены веществ (белков, жиров). В этом его огромное значение.

С процессом дыхания, его химическими реакциями связано одно из удивительных свойств микробов — способность испускать видимый свет — люминесцировать.

Известно, что ряд живых организмов, в том числе бактерии, могут испускать видимый свет. Люминесценция, вызываемая микроорганизмами, известна уже в течение столетий. Скопление люминесцирующих бактерий, находящихся в симбиозе с мелкими морскими животными, иногда приводит к свечению моря; с люминесценцией встречались также при росте некоторых бактерий на мясе и т. д.

К основным компонентам, взаимодействие между которыми приводит к испусканию света, относятся восстановленные формы ФМН или НАД, молекулярный кислород, фермент люцифераза и окисляемое соединение — люциферин. Предполагается, что восстановленные НАД или ФМН реагируют с люциферазой, кислородом и люциферином, в результате чего электроны в некоторых молекулах переходят в возбужденное состояние и возвращение этих электронов на основной уровень сопровождается испусканием света. Люминесценцию у микробов рассматривают как «расточительный процесс», так как при этом энергетическая эффективность дыхания снижается.

БРОЖЕНИЕ

Жизнь микробов возможна и без доступа кислорода воздуха. Энергия, необходимая для жизнедеятельности организма, в этих условиях образуется в результате процессов брожения. Наиболее распространены виды брожений, в процессе которых происходит распад органических веществ (преимущественно сахаров) под влиянием микроорганизмов, представляющий совокупность окислительно-восстановительных реакций. Брожения никогда не приводят к полному окислению органических веществ. Многие характерные формы брожения протекают без участия кислорода воздуха — анаэробно.

Поскольку свободный кислород, имеющийся на нашей планете, образовался в результате фотосинтеза, возникшего на более поздних этапах развития жизни на Земле, совершенно очевидно, что анаэробный способ извлечения энергии — брожение — более древний, чем процесс дыхания.

Брожение известно людям с незапамятных времен. Тысячелетиями человек пользовался спиртовым брожением при изготовлении вина. Еще раньше было известно о молочнокислом брожении. Люди употребляли в пищу молочные продукты, готовили сыры. При этом они не подозревали, что эти процессы происходят с помощью микроорганизмов. Термин «брожение» был введен голландским алхимиком Ван Хельмонтом в XVII в. для процессов, идущих с выделением газов (fermentatio — кипение). Затем в XIX в. основоположник современной микробиологии Луи Пастер показал, что брожение является результатом жизнедеятельности микробов, и установил, что различные брожения вызываются разными микроорганизмами.

Спиртовое брожение — это процесс окисления углеводов, в результате которого образуются этиловый спирт, углекислота и выделяется энергия.

Сбраживание сахаров известно с глубокой древности. В течение столетий пивовары и виноделы использовали способность некоторых дрожжей вызывать спиртовое брожение, в результате которого сахара превращаются в спирт.

Брожение производят главным образом дрожжи, а также некоторые бактерии и грибы. В различных странах для получения спирта используют различные микроорганизмы. Например, в Европе используют в основном дрожжи из рода Saccharomyces, в Южной Америке — бактерии Pseudomonas lindneri, в Азии — мукоровые грибы.

Сбраживаться могут лишь углеводы, и притом весьма избирательно. Дрожжи сбраживают только некоторые 6-углеродные сахара (глюкозу, фруктозу, маннозу).

Схематично спиртовое брожение может быть изображено уравнением

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} \rightarrow \underset{\text{этиловый спирт}}{2C_2H_5OH} + \underset{\text{углекислота}}{2CO_2} + \underset{\text{энергия}}{23{,}5 \cdot 10^4\ \text{дж}}$$

Процесс спиртового брожения — многоступенчатый, состоящий из цепи химических реакций. Превращения глюкозы до образования пировиноградной кислоты происходят так же, как и при дыхании. Эти реакции происходят без участия кислорода (анаэробно). Далее пути дыхания и брожения расходятся.

При спиртовом брожении пировиноградная кислота превращается в конечном итоге в спирт и углекислоту. Эти реакции протекают в две стадии. Сначала от пирувата отщепляется CO_2 и образуется уксусный альдегид; затем уксусный альдегид присоединяет водород, восстанавливаясь в этиловый спирт. Все реакции катализируются ферментами. В восстановлении альдегида участвует НАД·H_2.

Обычно при спиртовом брожении, кроме главных продуктов, образуются побочные. Они довольно разнообразны, но присутствуют в небольшом количестве: амиловый, бутиловый и другие спирты, смесь которых называется сивушным маслом — соединение, от которого зависит специфический аромат вина. Образование побочных веществ связано с тем, что превращение глюкозы частично идет другими путями.

Биологический смысл спиртового брожения заключается в том, что образуется определенное количество энергии, которая запасается в форме АТФ, а затем расходуется на все жизненно необходимые процессы клетки.

Молочнокислое брожение. При молочнокислом брожении конечным продуктом является молочная кислота.

С этим брожением люди знакомы издавна. Сквашивание молока, приготовление просто-

кваши, кефира, квашение овощей — результаты молочнокислого сбраживания сахара молока или углеводов растений. Этот вид брожения осуществляется с помощью молочнокислых бактерий, которые подразделяются на две большие группы (в зависимости от характера брожения): гомоферментативные, образующие из сахара только молочную кислоту, и гетероферментативные, образующие, кроме молочной кислоты, спирт, уксусную кислоту, углекислый газ.

Гомоферментативное молочнокислое брожение вызывают бактерии рода Lactobacillus и стрептококки. Они могут сбраживать различные сахара с 6-ю (гексозы) или 5-ю (пентозы) углеродными атомами, некоторые кислоты. Однако круг сбраживаемых ими продуктов ограничен.

У молочнокислых бактерий нет ферментативного аппарата для использования кислорода воздуха. Кислород для них или безразличен, или угнетает развитие.

Молочнокислое брожение может быть описано уравнением

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} \rightarrow \underset{\text{молочная кислота}}{2CH_3 \cdot CHOH \cdot COOH} + \underset{\text{энергия}}{21{,}8 \cdot 10^4 \text{ дж}}$$

Процесс образования молочной кислоты чрезвычайно близок к процессу спиртового брожения. Глюкоза также расщепляется до пировиноградной кислоты. Но затем ее декарбоксилирование (отщепление CO_2), как при спиртовом брожении, не происходит, так как молочнокислые бактерии лишены соответствующих ферментов. У них активны дегидрогеназы (НАД). Поэтому пировиноградная кислота сама (а не уксусный альдегид, как при спиртовом брожении) принимает водород от восстановленной формы НАД и превращается в молочную кислоту. В процессе молочнокислого брожения бактерии получают энергию, необходимую им для развития в анаэробных условиях, где использование других источников энергии затруднено.

Гетероферментативное молочнокислое брожение — процесс более сложный, чем гомоферментативное: сбраживание углеводов приводит к образованию ряда соединений, накапливающихся в зависимости от условий процесса брожения. Одни бактерии образуют, помимо молочной кислоты, этиловый спирт и углекислоту, другие — уксусную кислоту; некоторые гетероферментативные молочнокислые бактерии могут образовывать различные спирты, глицерин, маннит.

Гетероферментативное молочнокислое брожение вызывают бактерии рода Lactobacterium и рода Streptococcus. Химизм этих брожений изучен не так хорошо, как спиртового или гомоферментативного молочнокислого брожения.

Гетероферментативные бактерии образуют молочную кислоту иным путем. Последняя стадия — восстановление пировиноградной кислоты до молочной — та же самая, что и в случае гомоферментативного брожения. Но сама пировиноградная кислота образуется при ином расщеплении глюкозы — гексозомонофосфатном. Выход энергии гораздо меньше, чем при спиртовом брожении.

Гетероферментативные бактерии сбраживают ограниченное число веществ: некоторые гексозы (причем определенного строения), пентозы, сахароспирты и кислоты.

Молочнокислое брожение широко используется при выработке молочных продуктов: простокваши, ацидофилина, творога, сметаны. При производстве кефира, кумыса наряду с молочнокислым брожением, вызываемым бактериями, имеет место и спиртовое брожение, вызываемое дрожжами. Молочнокислое брожение происходит на первом этапе изготовления сыра, затем молочнокислые бактерии сменяются пропионовокислыми.

Молочнокислые бактерии нашли широкое применение при консервировании плодов и овощей, в силосовании кормов. Чистое молочнокислое брожение применяется для получения молочной кислоты в промышленных масштабах.

Молочная кислота находит широкое применение в производстве кож, красильном деле, при выработке стиральных порошков, изготовлении пластмасс, в фармацевтической промышленности и во многих других отраслях. Молочная кислота также нужна в кондитерской промышленности и для приготовления безалкогольных напитков.

Маслянокислое брожение. Превращение углеводов с образованием масляной кислоты было известно давно. Природа маслянокислого брожения как результат жизнедеятельности микроорганизмов была установлена Луи Пастером в 60-х годах прошлого века.

Возбудителями брожения являются маслянокислые бактерии, получающие энергию для жизнедеятельности путем сбраживания углеводов. Они могут сбраживать разнообразные вещества — углеводы, спирты и кислоты, способны разлагать и сбраживать даже высокомолекулярные углеводы — крахмал, гликоген, декстрины.

Маслянокислое брожение в общем виде описывается уравнением

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} \rightarrow \underset{\text{масляная кислота}}{CH_3 \cdot CH_2 \cdot COOH} + 2CO_2 + 2H_2$$

При этом брожении накапливаются различные побочные продукты. Наряду с масляной кислотой, углекислым газом и водородом образуются этиловый спирт, молочная и уксусная кислоты.

Некоторые маслянокислые бактерии, кроме того, образуют ацетон, бутанол и изопропиловый спирт.

Брожение начинается с процесса фосфорилирования глюкозы и далее идет по гликолитическому пути до стадии образования пировиноградной кислоты. Затем образуется уксусная кислота, которая активируется ферментом. После чего при конденсации (соединении) из двууглеродного соединения получается четырехуглеродная масляная кислота. Таким образом, при маслянокислом брожении происходит не только разложение веществ, но и синтез.

По данным В. Н. Шапошникова, в маслянокислом брожении различаются две фазы. В первой параллельно с увеличением биомассы накапливается уксусная кислота, а масляная кислота образуется преимущественно во второй фазе, когда синтез веществ тела замедляется.

Маслянокислое брожение происходит в природных условиях в гигантских масштабах: на дне болот, в заболоченных почвах, илах и всех тех местах, куда ограничен доступ кислорода. Благодаря деятельности маслянокислых бактерий разлагаются огромные количества органического вещества.

Спиртовое, гомоферментативное молочнокислое и маслянокислое брожения являются основными типами брожений. Все другие виды брожений представляют собой комбинацию этих трех типов. Так, например, пропионовокислое брожение, играющее важную роль при производстве сыров и сопровождающееся накоплением пропионовой и уксусной кислот и углекислого газа, может рассматриваться как комбинация гомоферментативного молочнокислого и спиртового брожений. Брожения клетчатки и пектиновых веществ являются разновидностями маслянокислого брожения.

Итак, три основных типа брожения органически связаны между собой — начальные пути разложения углеводов у них одинаковы.

Процессы дыхания и брожения являются основными источниками энергии, необходимой микроорганизмам для нормальной жизнедеятельности, осуществления процессов синтеза важнейших органических соединений.

БИОСИНТЕЗ БЕЛКА

В обмене веществ организма ведущая роль принадлежит белкам и нуклеиновым кислотам. Белковые вещества составляют основу всех жизненно важных структур клетки, они входят в состав цитоплазмы. Белки обладают необычайно высокой реакционной способностью. Они наделены каталитическими функциями, т. е. являются ферментами, поэтому белки определяют направление, скорость и теснейшую согласованность, сопряженность всех реакций обмена веществ.

Ведущая роль белков в явлениях жизни связана с богатством и разнообразием их химических функций, с исключительной способностью к различным превращениям и взаимодействиям с другими простыми и сложными веществами, входящими в состав цитоплазмы.

Нуклеиновые кислоты входят в состав важнейшего органа клетки — ядра, а также цитоплазмы, рибосом, митохондрий и т. д. Нуклеиновые кислоты играют важную, первостепенную роль в наследственности, изменчивости организма, в синтезе белка.

Процесс синтеза белка является очень сложным многоступенчатым процессом. Совершается он в специальных органеллах — рибосомах. В клетке содержится большое количество рибосом. Например, у кишечной палочки их около 20 000.

Каким образом происходит синтез белка в рибосомах?

Молекулы белков по существу представляют собой полипептидные цепочки, составленные из отдельных аминокислот. Но аминокислоты недостаточно активны, чтобы соединиться между собой самостоятельно. Поэтому, прежде чем соединиться друг с другом и образовать молекулу белка, аминокислоты должны активироваться. Эта активация происходит под действием особых ферментов. Причем каждая аминокислота имеет свой, специфически настроенный на нее фермент.

Источником энергии для этого (как и для многих процессов в клетке) служит аденозинтрифосфат (АТФ).

В результате активирования аминокислота становится более лабильной и под действием того же фермента связывается с т-РНК.

Важным является то, что каждой аминокислоте соответствует строго специфическая т-РНК. Она находит «свою» аминокислоту и переносит ее в рибосому. Поэтому такая РНК и получила название транспортной.

Следовательно, в рибосому поступают различные активированные аминокислоты, соединенные со своими т-РНК. Рибосома представляет собой как бы конвейер для сборки цепочки белка из поступающих в него различных аминокислот (рис. 13 А и Б).

Возникает вопрос: от чего зависит порядок связывания между собой отдельных аминокислот? Ведь именно этот порядок и определяет, какой белок будет синтезирован в рибосоме, так как от порядка расположения аминокислот в белке зависит его специфика. В клетке содержится более 2000 различных по строению и свойствам специфических белков.

Ген
ДНК
м РНК
Я Д Р О
Рибосома
т РНК
Белок
Ц И Т О П Л А З М А

Рис. 13 А. Схема синтеза белка в эукариотной клетке.

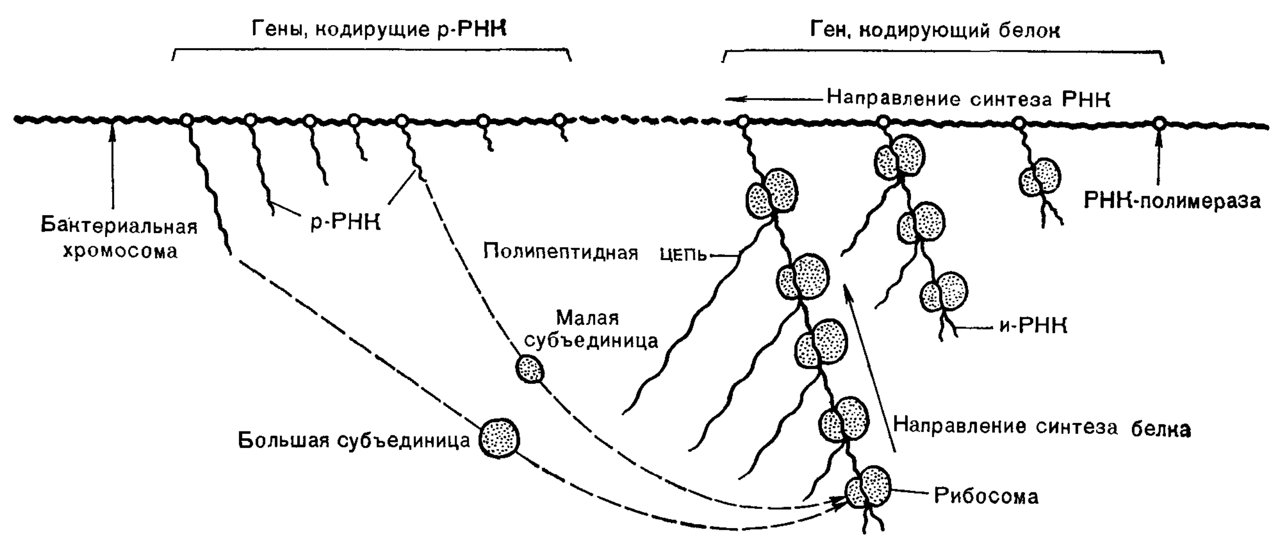


Рис. 13 Б. Схема синтеза белка в прокариотной клетке.

Оказывается, что одновременно с т-РНК, на которой «сидит» своя аминокислота, в рибосому поступает «сигнал» от ДНК, которая содержится в ядре. В соответствии с этим сигналом в рибосоме синтезируется тот или иной белок, тот или иной фермент (так как ферменты являются белками).

Направляющее влияние ДНК на синтез белка осуществляется не непосредственно, а с помощью особого посредника, той формы РНК, которая получила название матричной или информационной РНК (м-РНК или и-РНК).

Информационная РНК синтезируется в ядре под влиянием ДНК, поэтому ее состав отражает состав ДНК. Молекула РНК представляет собой как бы слепок с формы ДНК.

Синтезированная и-РНК поступает в рибосому и как бы передает этой структуре план — в каком порядке должны соединяться друг с другом поступившие в рибосому активированные аминокислоты, чтобы синтезировался определенный белок. Иначе, генетическая информация, закодированная в ДНК, передается на и-РНК и далее на белок.

Молекула информационной РНК поступает в рибосому и как бы прошивает ее. Тот ее отрезок, который находится в данный момент в рибосоме, определенный кодоном (триплет), взаимодействует совершенно специфично с подходящим к нему по строению триплетом (антикодоном) в транспортной РНК, которая принесла в рибосому аминокислоту. Транспортная РНК со своей аминокислотой подходит к определенному кодону и-РНК и соединяется с ним; к следующему, соседнему участку и-РНК присоединяется другая т-РНК с другой аминокислотой и так далее, до тех пор пока не будет считана вся цепочка и-РНК и пока не нанижутся все аминокислоты в соответствующем порядке, образуя молекулу белка. А т-РНК, которая доставила аминокислоту к определенному участку полипептидной цепи, освобождается от своей аминокислоты и выходит из рибосомы. Затем снова в цитоплазме к ней может присоединиться нужная аминокислота, и она снова перенесет ее в рибосому. В процессе синтеза белка участвует одновременно не одна, а несколько рибосом — полирибосомы.

Основные этапы передачи генетической информации: синтез на ДНК как на матрице и-РНК (транскрипция) и синтез в рибосомах полипептидной цепи по программе, содержащейся в и-РНК (трансляция), универсальны для всех живых существ. Однако временные и пространственные взаимоотношения этих процессов различаются у про- и эукариотов.

У организмов, обладающих настоящим ядром (животные, растения), транскрипция и трансляция строго разделены в пространстве и времени: синтез различных РНК происходит в ядре, после чего молекулы РНК должны покинуть пределы ядра, пройдя через ядерную мембрану (рис. 13 А). Затем в цитоплазме РНК транспортируются к месту синтеза белка — рибосомам. Лишь после этого наступает следующий этап — трансляция.

У бактерий, ядерное вещество которых не отделено от цитоплазмы мембраной, транскрипция и трансляция идут одновременно (рис. 13Б).

Современные схемы, иллюстрирующие работу генов, построены на основании логического анализа экспериментальных данных, полученных с помощью биохимических и генетических методов. Применение тонких электронно-микроскопических методов позволяет в буквальном смысле слова увидеть работу наследственного аппарата клетки. В последнее время получены электронно-микроскопические снимки, на которых видно, как на матрице бактериальной ДНК, в тех участках, где к ДНК прикреплены молекулы РНК-полимеразы (фермента, катализирующего транскрипцию ДНК в РНК), происходит синтез молекул и-РНК. Нити и-РНК, расположенные перпендикулярно к линейной молекуле ДНК, продвигаются вдоль матрицы и увеличиваются в длине. По мере удлинения нитей РНК к ним присоединяются рибосомы, которые, продвигаясь, в свою очередь, вдоль нити РНК по направлению к ДНК, ведут синтез белка.

Из всего сказанного следует, что местом синтеза белков и всех ферментов в клетке являются рибосомы. Образно выражаясь, это как бы «фабрики» белка, как бы сборочный цех, куда поступают все материалы, необходимые для сборки полипептидной цепочки белка из аминокислот. Природа же синтезируемого белка зависит от строения и-РНК, от порядка расположения в ней нуклеоидов, а строение и-РНК отражает строение ДНК, так что в конечном итоге специфическое строение белка, т. е. порядок расположения в нем различных аминокислот, зависит от порядка расположения нуклеоидов в ДНК, от строения ДНК.

Изложенная теория биосинтеза белка получила название матричной теории. Матричной эта теория называется потому, что нуклеиновые кислоты играют как бы роль матриц, в которых записана вся информация относительно последовательности аминокислотных остатков в молекуле белка.

Создание матричной теории биосинтеза белка и расшифровка аминокислотного кода является крупнейшим научным достижением XX века, важнейшим шагом на пути к выяснению молекулярного механизма наследственности.

ОСНОВНЫЕ СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ БАКТЕРИЙ И АКТИНОМИЦЕТОВ

В настоящей книге авторы придерживались в основном системы бактерий и актиномицетов, разработанной крупнейшим советским микробиологом Н. А. Красильниковым в его «Определителе бактерий и актиномицетов» (1949).

Эубактерии и родственные им организмы, по Н. А. Красильникову, подразделяются на 4 класса:

Eubacteriae (истинные бактерии).
Actinomycetes (актиномицеты).
Myxobacteriae (миксобактерии).
Spirochaetae (спирохеты).

В **класс Eubacteriae (истинные бактерии)** входят организмы с неветвящимися клетками и прочными клеточными стенками, имеющими форму мелких тонких палочек, реже кокков, находятся также нитевидные и спиралевидные формы. Часть эубактерий обладает подвижностью, часть — неподвижные. Движение осуществляется при помощи жгутиков простого строения, состоящих из взаимно перевитых фибрилл.

Часть эубактерий способна формировать эндогенно (внутри клеток) термоустойчивые споры, большинство же представлено неспороносными грамотрицательными формами. Размножаются эубактерии делением, некоторые нитчатые бактерии образуют специальные репродуктивные клетки — гонидии.

Класс Eubacteriae объединяет порядки: Eubacteriales (эубактерии), Chlamydobacteriales (хламидобактерии), Ferribacteriales (железобактерии), Thiobacteriales (серобактерии).

В пределах этого класса могут рассматриваться на уровне порядков почкующиеся бактерии (Hyphomicrobiales), приводящиеся в «Определителе бактерий и актиномицетов» Н. А. Красильникова в группе неклассифицированных организмов, а также многоклеточные бесцветные бактерии, сходные с сине-зелеными водорослями и выделяемые М. А. Пешковым в отдельный порядок Caryophanales.

Класс Actinomycetes (актиномицеты) состоит иэ организмов, обладающих мицелиальными, нитевидными, палочковидными и кокковидными грамположительными клетками. В отличие от бактерий, входящих в другие классы, для типичных представителей актиномицетов (высшие формы) характерно наличие хорошо выраженного ветвящегося септированного или несептированного мицелия.

Имеются и переходные к типичным актиномицетам низшие формы — микобактерии, микококки и микрококки, для которых характерны ветвление на ранних стадиях развития, образование боковых выростов — рудиментов веток.

Класс актиномицетов подразделяется на порядки: Actinomycetales (актиномицеты, не образующие подвижных клеток). Actinoplanales (актиномицеты с подвижными клетками), Mycobacteriales (микобактерии) и Coccales (кокки).

Класс Myxobacteriae (миксобактерии). Организмы этого класса представлены палочковидными и кокковидными клетками, обладающими тонкой эластичной (неригидной) клеточной стенкой, благодаря чему они при движении могут изменять свою форму, изгибаться. Жгутиками не обладают. Движение осуществляется по типу скольжения. Миксобактерии способны образовывать микроцисты, а также особые плодовые тела, имеющие самую различную форму.

В класс миксобактерий входит один порядок — Myxobacteriales.

ОСНОВНЫЕ СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ БАКТЕРИЙ

ПОРЯДКИ	СЕМЕЙСТВА	РОДЫ
EUBACTERIALES		
Одноклеточные бактерии шаровидной, палочковидной и спиралевидной формы. Грамотрицательные и грамположительные. Размножаются поперечным делением клеток. Большинство подвижные. Жгутики расположены полярно на концах клеток или перитрихиально. Некоторые представители способны образовывать эндогенно термоустойчивые споры. Разнообразны по физиологическим свойствам: авто- и гетеротрофы. Очень широко распространены в природе	**1. Pseudomonadaceae**	
	Грамотрицательные неспорообразующие палочки с одним полярным жгутиком. Типичные представители порядка. Сильно различаются по физиологическим признакам: гетеротрофизм (род Pseudomonas), паразитизм (род Bdellovibrio), облигатная галофилия (род Halobacterium)	Pseudomonas, Xanthomonas, Azotomonas, Acetomonas, Aeromonas, Zymomonas, Acetobacter, Bdellovibrio, Halobacterium
	2. Bacteriaceae	
	Неспороносные грамотрицательные палочки с перитрихиальным жгутикованием. Некоторые представители неподвижны. Гетеротрофы. Есть патогенные формы — возбудители брюшного тифа, дизентерии, чумы. Представители родов Azotobacter, Beijerinckia могут фиксировать атмосферный азот. Некоторые виды размножаются почкованием (Agrobacterium, Tuberoidobacter). Имеются организмы необычной морфологии: Seliberia, Tuberoidobacter	Bacterium, Serratia, Salmonella, Shigella, Erwinia, Aerobacter, Klebsiella, Proteus, Pasteurella, Chromobacterium, Flavobacterium, Fusobacterium, Achromobacter, Alcaligenes, Beneckea, Agarbacterium, Azotobacter, Bejerinckia, Rhizobium, Agrobacterium, Tuberoidobacter, Seliberia, Haemophilus, Bordetella, Moraxella
	3. Bacillaceae	
	Грамположительные и грамотрицательные палочковидные бактерии. Способны формировать термоустойчивые эндоспоры. Аэробы (род Bacillus) и анаэробы (роды Clostridium, Desulfotomaculum). Гетеротрофы	Bacillus, Clostridium, Desulfotomaculum
	4. Spirillaceae	
	Грамотрицательные бактерии. Клетки имеют вид слабо (вибрионы) или сильно (спириллы) изогнутых палочек с жесткой клеточной стенкой. Аэробы и анаэробы. Гетеротрофы. Есть возбудители болезней (холера)	Vibrio, Cellvibrio, Cellfalcicola, Microcyclus, Spirosoma, Renobacter, Spirillum, Desulfovibrio, Selenomonas
	5. Planococcaceae	
	Шаровидные грамположительные подвижные бактерии. Клетки одиночные (род Planococcus) или соединены в группы (род Planosarcina). Гетеротрофы	Planococcus, Planosarcina
FERRIBACTERIALES		
Сборная группа одноклеточных бактерий, обладающих способностью откладывать вокруг клеток соединения железа	**1. Ferribacteriaceae**	
	Клетки образуют слизистые стебельки, на которых откладывается гидрат окиси железа. Гетеротрофы	Gallionella, Nevskia, Pasteuria
	2. Siderocapsaceae	
	Клетки образуют слизистую капсулу, иногда капсул нет. Гетеротрофы	Siderocapsa, Sideromonas, Ochrobium, Naumanniella, Siderococcus, Ferrobacillus, Ferribacterium

ПОРЯДКИ	СЕМЕЙСТВА	РОДЫ
HYPHOMICROBIALES		
Гетеротрофные грамотрицательные неспорообразующие бактерии, клетки которых обладают протоплазматическими выростами — гифами. Размножаются путем образования почек на концах гиф	**Hyphomicrobiaceae** Характеристика та же, что и для порядка	Hyphomicrobium, Pedomicrobium, Ancalomicrobium, Prosthecomicrobium, Blastobacter. Blastocaulis
THIOBACTERIALES		
Сборная группа одноклеточных бактерий, которые при окислении сероводорода откладывают внутри клеток капельки серы	**Achromatiaceae** Типичные представители порядка. Бесцветные одноклеточные бактерии. Аэробы. Гетеротрофы	Achromatium, Thiophysa, Thiosphaerella, Thiovulum
CHLAMYDOBACTERIALES		
Нитчатые бактерии. Гетеротрофы. Многие способны откладывать в слизистых чехлах (влагалищах) гидраты окиси железа. Растут в виде нитей. Молодые клетки, выходящие из чехла, подвижны, обладают полярным и субтерминальным жгутиками	**Chlamydobacteriaceae** Растут в виде нитей, покрытых слизистой капсулой. Гетеротрофы. Аэробы	Sphaerotilus, Leptotrix, Crenotrix, Thiothrix
CARYOPHANALES		
Многоклеточные нитчатые (трихомные) бактерии. Сходны с сине-зелеными водорослями (цианобактериями), но бесцветны. Нити подвижные и неподвижные. Некоторые виды образуют эндогенные споры	**1. Oscillospiraceae** Образуют споры. Трихомы различной длины, состоят из дисковидных клеток. Подвижны, жгутикование перитрихиальное. Анаэробы	Oscillospira
	2. Caryophanaceae Спор не образуют. Трихомы часто подвижны	Caryophanon
	3. Arthromitaceae Трихомы состоят из цилиндрических клеток. Неподвижны. Споры образуются на дистальных концах трихомов	Arthromitus, Simonsiella
	4. Pontotricaceae Трихомы неподвижны, состоят из цилиндрических клеток. Размножаются гормогониями и одноклеточными гонидиями	Pontothrix
ACTINOMYCETALES		
Прокариотные микроорганизмы, клетки которых способны к ветвлению и образованию мицелия. Подвижных клеток не образуют. Очень широко распространены в природе	**1. Actinomycetaceae** Типичные представители актиномицетов с хорошо развитым мицелием. Споры формируются путем одновременного расчленения спороносцев на длинные цепочки спор	Actinomyces, Proactinomyces, Chainia, Actinopicnidium

ПОРЯДКИ	СЕМЕЙСТВА	РОДЫ
	2. Micromonosporaceae	
	Актиномицеты с хорошо развитым мицелием. Споры формируются путем последовательного отчленения кончика спороносца. Число спор небольшое	Micromonospora, Microbispora, Micropolyspora, Actinobifida, Promicromonospora
	3. Streptosporangiaceae	
	Актиномицеты с хорошо развитым мицелием. Образуют спорангии, в которых формируются множественные споры	Streptosporangium, Microsporangium, Amorphosporangium, Elytrosporangium, Actinosporangium, Intrasporangium
MYCOBACTERIALES		
Бактерии, не образующие мицелия. Клетки палочковидные, способны ветвиться. Спор не образуют. Размножаются простым делением или дроблением	**Mycobacteriaceae**	
	Характеристика та же, что и для порядка	Mycobacterium, Mycococcus, Propionibacterium, Lactobacterium, Pseudobacterium
COCCALES		
Бактерии с кокковидными клетками различных размеров и неправильной конфигурацией. Неподвижные. Спор не образуют. Размножаются делением, перешнуровыванием и почкованием	**Coccaceae**	
	Характеристика та же, что и для порядка	Micrococcus, Nitrosococcus, Diplococcus, Neisseria, Streptococcus, Sarcina, Peptostreptococcus, Pediococcus, Leuconostoc, Staphylococcus, Gaffkya, Methanococcus, Peptococcus, Veillonella, Aerococcus
ACTINOPLANALES		
Прокариотные микроорганизмы, клетки которых способны ветвиться и образовывать мицелий. В процессе развития образуются подвижные клетки — споры или фрагменты нитей мицелия	**1. Actinoplanaceae**	
	Актиномицеты, образующие хорошо оформленные спорангии. Внутри спорангиев формируются подвижные споры	Actinoplanes, Spirillospora, Ampullariella, Pilimelia, Kitasatoa
	2. Dermatophilaceae	
	Актиномицеты, формирующие подвижные споры путем дробления нитей мицелия. Образуемые скопления спор имеют неопределенную форму, без резких очертаний	Dermatophilus, Proactinoplanes
	3. Planosporaceae	
	Актиномицеты, формирующие подвижные споры на коротких спороносцах воздушного мицелия. Споры покрываются слизистой капсулой, имитирующей оболочку сумки. Однако спорангии, как таковые, отсутствуют	Planospora, Planobispora, Sporichtia, Dactylosporangium
MYXOBACTERIALES		
Грамотрицательные бактерии. Клетки гибкие, способны к скользящему движению в слизи. Многие образуют слизистые колонии и плодовые тела	**1. Promyxobacteriaceae**	
	Не образуют плодовых тел. Образуют либо не образуют микроцист. Активно разлагают клетчатку	Cytophaga, Sporocytophaga, Flexibacter

ПОРЯДКИ	СЕМЕЙСТВА	РОДЫ
	2. Archangiaceae	
	Колонии не имеют правильной формы. Нет оформленных цист	Archangium, Stelangium
	3. Sorangiaceae	
	Цисты угловатые, собраны в кучу, окруженную общей оболочкой	Sorangium
	4. Polyangiaceae	
	Оформленные цисты с четкими оболочками. Плодовые тела пигментированы, ветвятся	Polyangium, Synangium, Melittangium, Podangium, Chondromyces
	5. Myxococcaceae	
	Палочковидные клетки укорачиваются в цистах, образуют споры	Myxococcus, Chondrococcus, Angiococcus
SPIROCHAETALES		
Клетки спирально извиты, змеевидно подвижны, обладают осевой плотной нитью, вокруг которой закручена клетка	**Spirochaetaceae**	
	Включает 6 родов, различающихся морфологически, по размерам клетки (мелкие клетки Spirochaeta, гигантские — Cristispira). Есть паразиты (Borrelia)	Spirochaeta, Saprospira, Cristispira, Borrelia, Treponema, Leptospira
MYCOPLASMATALES		
Клетки разнородны по форме, размерам, не имеют клеточных стенок. Гетеротрофы. Паразиты и сапрофиты	**1. Mycoplasmataceae**	
	Микоплазмы, не нуждающиеся в стерине	Mycoplasma, Thermomycoplasma
	2. Acholeplasmataceae	
	Стеринзависимые микоплазмы	Acholeplasma
RICKETTSIALES		
Мелкие палочковидные и кокковидные грамотрицательные бактерии. Не растут на средах. Облигатные внутриклеточные паразиты, возбудители болезней человека и животных. Аэробы, содержат цитохромы	**1. Rickettsiaceae**	
	Типичные представители порядка. Паразитируют в клетках тканей животных и растений	Rickettsia, Dermacentroxenus, Coxiella
	2. Ehrlichiaceae	
	Паразитируют в лейкоцитах	Ehrlichia, Cytoecetes
	3. Bartonellaceae	
	Паразитируют в эритроцитах	Bartonella, Eperythrozoon, Haemobartolonella, Grahamella
CHLAMYDIALES		
Облигатные энергетические паразиты, не способные генерировать АТФ. Анаэробы, не содержат цитохромов. Характеризуются сложным циклом развития	**Chlamydiaceae**	
	Характеристика та же, что и для порядка	Chlamydia

Класс Spirochaetae (спирохеты). Организмы, входящие в этот класс, обладают подвижными, извивающимися клетками спиралевидной формы. Для спирохет характерно наличие эластичной клеточной стенки; движение осуществляется при помощи особого органа движения — осевой нити. Класс спирохет состоит из одного порядка — Spirochaetales.

В указанные классы, введенные Н. А. Красильниковым, не входят такие своеобразные группы прокариотов, как микоплазмы и риккетсии. По современным взглядам, эти организмы в силу особенностей их цикла развития, строения клеток и физиологии выделяются в классы Microtatobiotes и Mollicutes.

В класс Microtatobiotes (микротатобиоты) входят кокковидные и палочковидные грамотрицательные бактерии, являющиеся облигатными внутриклеточными паразитами. Класс разбивается на 2 порядка: Rickettsiales (риккетсии) и Chlamydiales (хламидии).

Класс Mollicutes (микоплазмы) — сапрофитные и паразитирующие бактерии, клетки которых лишены клеточных стенок. В данном классе имеется один порядок — Mycoplasmatales (микоплазмы).

Краткая характеристика порядков и семейств, входящих в указанные классы, приводится в таблице на страницах 201—204.

Авторы настоящей книги обращают внимание читателей на то, что систематика прокариотов переживает в настоящее время критический период. Существующие в этой области взгляды подвергаются интенсивному анализу, критике, а порой и пересмотру.

Описание отдельных порядков, семейств и родов, приводимых в книге, не является исчерпывающе полным, однако может дать читателю достаточное представление о морфологическом, физиологическом и биохимическом многообразии мира прокариотов, а также о той грандиозной роли, которую играют эти организмы в природе.

В последующих главах приводится подробное описание основных систематических групп бактерий.

ПОРЯДОК ЭУБАКТЕРИИ (EUBACTERIALES)

В строгом смысле к истинным бактериям относят одноклеточных бактерий с ригидными клеточными стенками, гетеротрофов, перемещающихся (если обладают подвижностью) с помощью жгутиков. В эту группу входит преобладающее количество прокариотных микроорганизмов.

Клетки эубактерий очень малы и вместе с тем сильно различаются по размерам: от карликовых форм (диаметром около 0,125 *мкм*) до гигантов, длиной до 10 *мкм* (Chromatium okenii). В природных субстратах (илах, почвах) можно встретить стебельковых бактерий, достигающих в длину вместе со стебельком 100 *мкм* и более. Следовательно, гиганты превышают карликов по размерам в 100 и 1000 раз. Большинство палочковидных бактерий по длине не превышают 5 *мкм*, по толщине 1 *мкм*. У многих псевдомонад диаметр клетки равен 0,4—0,7 *мкм*, у ряда почвенных форм — 0,2—0,3 *мкм*.

Разнообразие форм бактериальных клеток невелико. Основные формы бактерий — это шары (кокки), палочки (прямые, изогнутые или извитые), тороиды и звезды (рис. 14). Клетки многих видов неспорообразующих и спорообразующих бактерий выглядят как палочки. Спириллы имеют форму спирали, и ряд близких видов — форму тороида.

Поверхность клеток бактерий имеет часто придаточные структуры. Наиболее распространенными являются жгутики и ворсинки (фимбрии, нитевидные придатки клеток).

Ф и м б р и и (или ворсинки) короче и тоньше жгутиков, имеют вид жестких прямых нитей и, покрывая всю клетку, создают ворси-

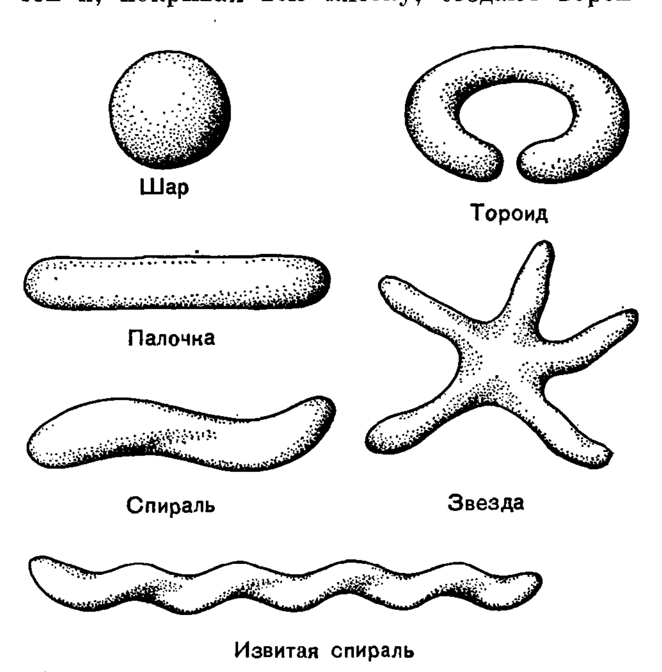


Рис. 14. Основные формы бактериальных клеток. Схема.

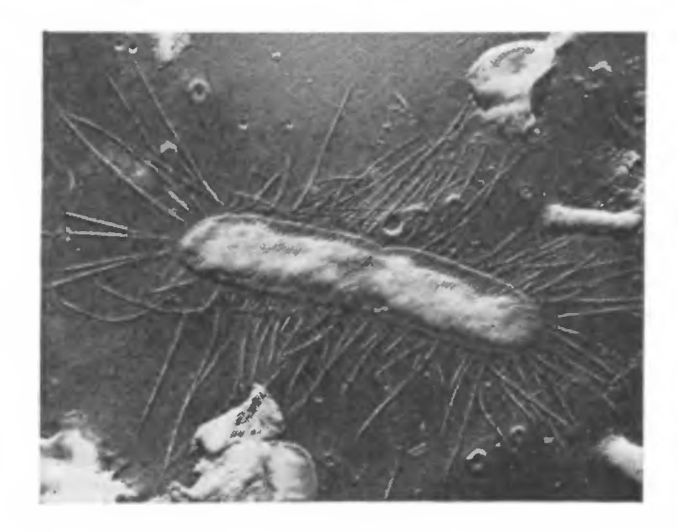


Рис. 15. Палочковидная бактерия с фимбриями. Увел. × 15 000.

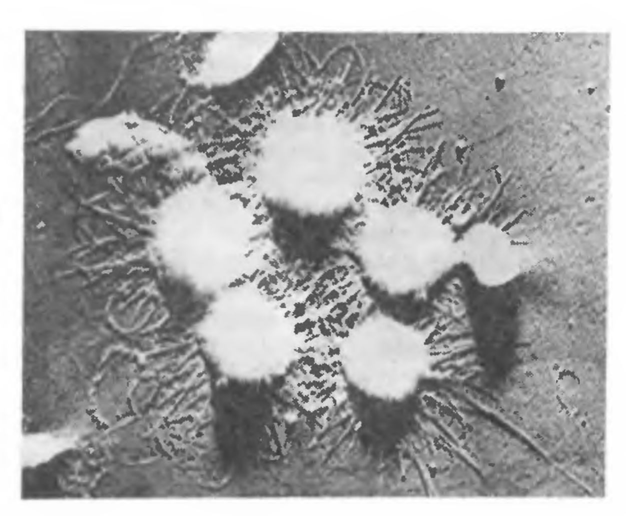


Рис. 16. Кокки с фимбриями. Увел. × 12 000.

стую поверхность (рис. 15, 16). Длина фимбрий от 0,3—4 *мкм*, ширина — 0,01 *мкм*. Иногда они сливаются в комки, придавая неопрятный вид клетке; в других случаях поверхность клеток покрыта войлокообразным чехлом, состоящим из сплетений тонких нитей. Наряду с фимбриями можно видеть капсульный материал, как бы застрявший между нитями фимбрий, выполняющих роль арматуры. Нередко можно встретить лентовидные придатки у клеток. В среде обитания фимбрии выполняют прикрепительные функции, обеспечивая прикрепление клеток к частицам почвы, органических остатков, объединение клеток в группы (рис. 16).

Есть сведения о том, что по коротким нитям, соединяющим две клетки и имеющим внутри канал, происходит обмен наследственной информацией. Среди побочных функций фим-

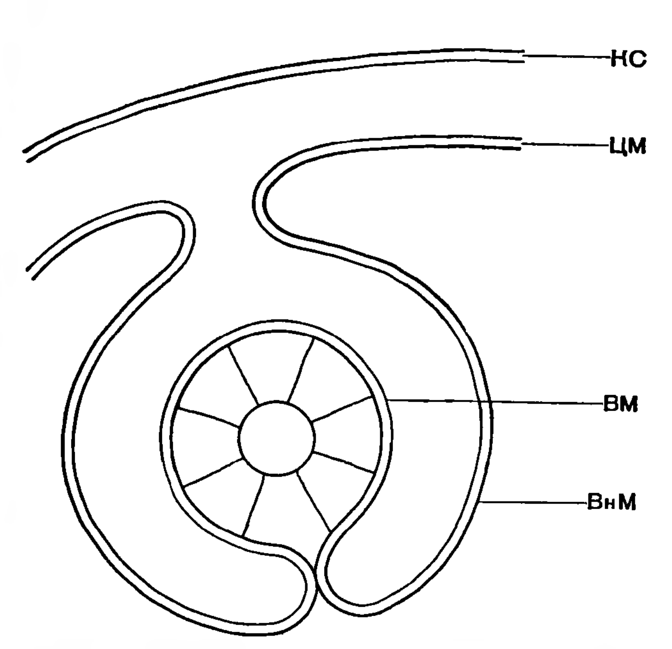


Рис. 17. Схема структуры зоны прикрепления жгутика в клетке бактерии:

КС — клеточная стенка; ЦМ — цитоплазматическая мембрана; ВМ — внутренняя мембрана прикрепительного тельца жгутика; ВнМ — внешняя мембрана прикрепительного тельца (по Таушель и др.).

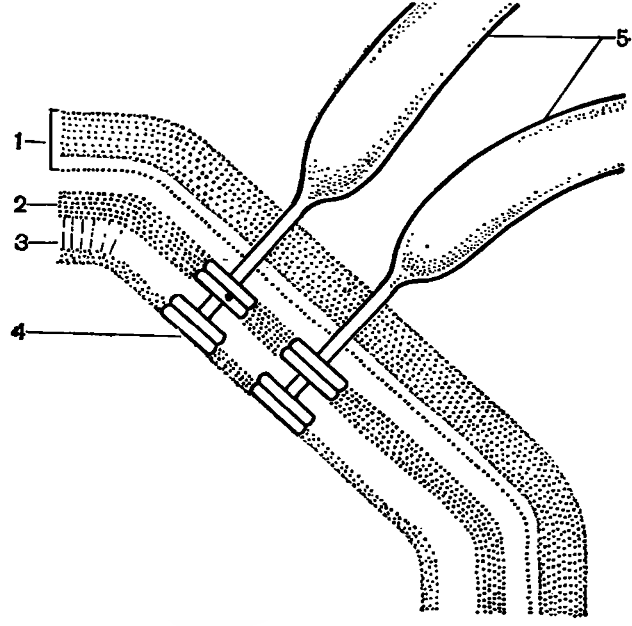


Рис. 18. Схема прикрепления жгутика:

1 — клеточная стенка; 2 — цитоплазматическая мембрана; 3 — мембрана жгутиков; 4 — диски основания жгутиков; 5 — жгутики (по Броку, 1970).

брий — защита клетки от нападения паразитов, так как успех атаки паразитов обеспечивается непосредственным контактом с поверхностью клетки хозяина.

Изучение химической природы ворсинок встретилось со значительными трудностями, так как потребовалось их отделить от клетки, «побрить» клетку. К счастью, для исследователей это оказалось возможным проделать в дезинтеграторах — приборах, разрушающих клетки. При этом ворсинки обрываются, после чего их отделяют на центрифугах и накапливают. Как оказалось, они состоят из белка, обладают гидрофобностью (водоотталкивающими свойствами) и локализованы на клеточной стенке, представляя собой как бы «взлохмаченную» стенку клеток.

Другим типом придатков, свойственным многим бактериям, являются **жгутики**. По структуре они представляют собой гомогенную белковую нить или плотно свернутую косу из 2—3 нитей. Длина жгутиков 3—12 *мкм*, толщина — 0,02 *мкм*. Жгутики волнообразно изогнуты и могут быть расположены по всей поверхности клетки (перитрихиально) либо на полюсах (монотрихиально). Они составляют до 2% сухой массы бактерии. Жгутики являются органом движения бактерий, хотя известны случаи существования бездействующих (парализованных) жгутиков. Прикрепление жгутиков к клетке связано с цитоплазматической мембраной (рис. 17, 18). Основание жгутика прикреплено к специальной мембране. При делении у монотрихов дочерняя клетка приобретает полярный жгутик в том месте, где завершилось деление (рис. 19,*1*). В случае перитрихиального жгутикования новые и ранее существовавшие жгутики распределяются равномерно (рис. 19,*2*).

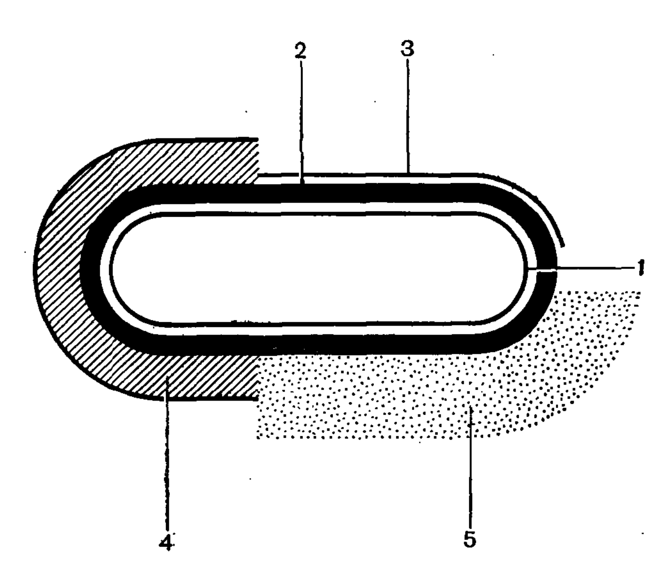


Рис. 20. Схема взаиморасположения внешних слоев клетки бактерий:

1 — цитоплазматическая мембрана, *2* — клеточная стенка, *3* — микрокапсула, *4* — капсула, *5* — слизистый слой.

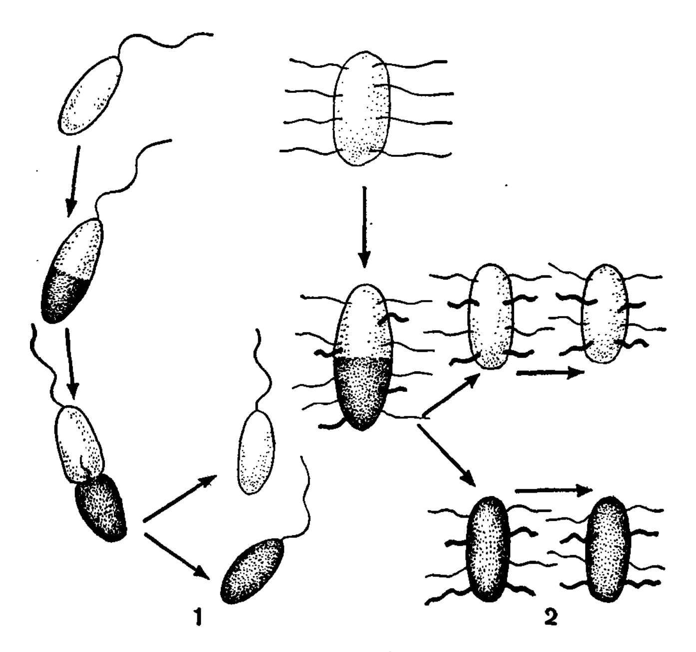


Рис. 19. Распределение и образование жгутиков во время деления клеток: *1* — организм с полярным жгутиком, *2* — перитрих. Схема.

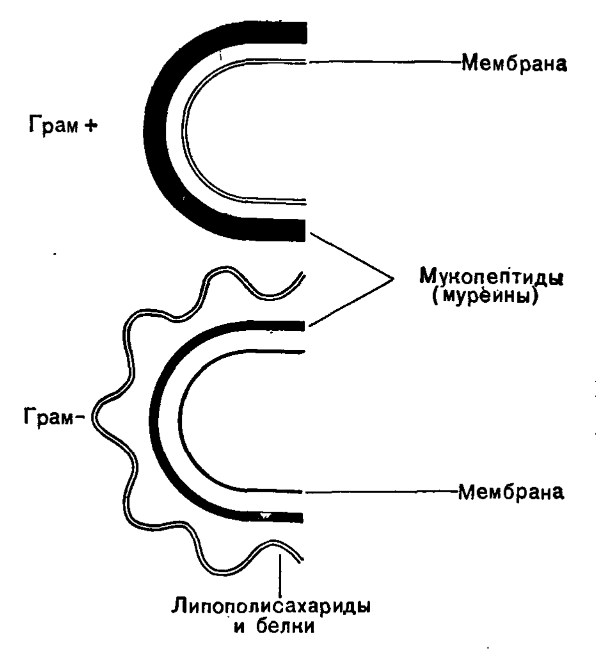


Рис. 21. Схема строения клеточных стенок грамположительных (Грам +) и грамотрицательных (Грам —) бактерий.

У многих микроорганизмов жесткая клеточная стенка окружена слоями слизистого материала, образующего капсулы разной плотности и толщины (рис. 20). Основными компонентами капсул являются вода и полимеры — полисахариды. Особенно обильное образование слизи наблюдается у многих микроорганизмов в тех случаях, когда среда содержит сахарозу. Молочнокислая бактерия Leuconostoc mesenteroides за несколько часов превращает раствор в студень — декстран, который используют как заменитель крови, для повышения вязкости водных растворов. Препарат из декстрана — сефадекс — применяется в лабораториях в качестве «молекулярного сита» для разделения веществ с большой молекулярной массой.

Основным структурным компонентом клетки бактерий является клеточная стенка, которая придает протопласту микроба характерную для него форму. Когда целостность стенки нарушается, образуется сферический протопласт (при участии внутриклеточного осмотического давления, достигающего 20—50 *атм* и более). Клеточная стенка составляет от 10 до 50% сухой массы бактерии. Количество материала клеточной стенки увеличивается с возрастом.

СОПОСТАВЛЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРОКАРИОТНЫХ И ЭУКАРИОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ

ПРИЗНАКИ	ПРОКАРИОТЫ	ЭУКАРИОТЫ
Ядро	Нет ядерной мембраны и митоза	Ядро, ядерная мембрана, митоз
Организация ДНК	Отдельные молекулы, не связанные с гистонами	В хромосомах, обычно связаны с гистонами
Состав мембран	Не содержат стеролов	Содержат стеролы
Дыхательная система	Дыхательная система является частью мембран или мезосом. Митохондрий нет	В мембранных органеллах; митохондрии имеются
Размер рибосом	70S	80S
Движение цитоплазмы	Движение цитоплазмы отсутствует	Движение цитоплазмы часто обнаруживается
Клеточная стенка	В химическом комплексе присутствуют пептидогликаны	Если имеется стенка, то она образована из простого органического или неорганического материала
Жгутики	Субмикроскопические размеры, состоят из одной или нескольких фибрилл	Микроскопические размеры, каждый жгутик состоит из 20 фибрилл, собранных в группы $2\times9+2$
Вакуоли	Редко встречаются	Часто встречаются
Сухой остаток клеток	10^{-15} — 10^{-11} *г*	10^{-11} — 10^{-7} *г*
Влияние антибиотиков	Чувствительны к пенициллину	Нечувствительны к пенициллину
Верхний предел температуры	75 — 90 °С	40 — 60 °С
Устойчивость к γ-облучению	Очень высокая	Низкая
Анаэробиоз	Факультативный и облигатный	Факультативный
Процесс фотосинтеза	Пигмент бактериохлорофилл Восстановители: H_2S, другие соединения S, органические вещества	Хлорофилл *a*, часто *b*, *c*, *d* или *e*. Выделяется кислород. Восстановитель — H_2O
Половой процесс	Фрагментарный процесс, нет мейоза, обычно передается лишь часть наследственной информации	Систематический процесс, мейоз, передается весь набор хромосом
Число хромосом	Одна хромосома	Больше, чем одна
Состав хромосом	ДНК	ДНК и белок
Набор хромосом	Гаплоидный	Гаплоидный или диплоидный
Цитоплазматическая ДНК	Плазмиды и эписомы (не окружены мембраной)	Митохондрии, хлоропласты, центриоли, кинетосомы (базальные тела), аппарат Гольджи
Гаметы	Сам организм	Сам организм или специальный продукт мейоза
Концентрация ДНК в граммах на гаплоидное ядро	$4,3\cdot10^{-15}$	$1,5\cdot10^{-12}$

Исследования последнего десятилетия по биохимии клеточной стенки бактерий являются крупнейшими достижениями современной микробиологии, позволившими понять молекулярную организацию микробной стенки. Как уже упоминалось ранее, в зависимости от строения клеточной стенки эубактерии разделяются на 2 группы — грамположительные и грамотрицательные. В стенках грамположительных бактерий очень высокое содержание гликопептидов (95% от суммы веществ стенки), однако их строение более простое, чем стенок грамотрицательных бактерий. В стенках грамотрицательных бактерий лишь 5% гликопептидов. Этот слой покрыт рыхлым слоем белка, который, в свою очередь, прикрыт липополисахаридным и липопротеидным слоями, пронизанными каналами (рис. 21 и 6).

Муреиновый мешок выполняет у бактерий роль опорного каркаса. У грамположительных бактерий он многослоен, у грамотрицательных — однослоен. По существу дела, этот слой представляет собой одну молекулу, покрывающую бактериальную клетку.

Все описанные здесь особенности прокариотных организмов являются исключительно своеобразными, свойственными представителям этого удивительного мира микроскопических существ. Внешний вид и функционально аналогичные органы (жгутики, реснички и др.) оказываются иными у эукариотных клеток.

Уникальны также структура и состав клеточных стенок бактерий. Структурные элементы стенок представляют ахиллесову пяту бактерий, так как некоторые лекарственные препараты действуют только на стенки бактерий, не затрагивая эукариотных клеток высших организмов.

Многие победы современной медицины основаны на специфичности клеточных стенок наших друзей и врагов — прокариотов.

Большие различия между эукариотами и прокариотами обнаруживаются и в мембранном аппарате клеток (в химическом составе и структуре). Так, например, у бактерий нет истинных митохондрий, играющих роль энергетических депо клеток. Их функции выполняют простые мембранные структуры (мезосомы). Особенности питания, транспорт веществ через стенку, богатейший спектр веществ, синтезируемых бактериями, особенности дифференцировки клеток, большая скорость размножения и адаптации к среде делают прокариотов истинными хозяевами и вершителями процессов круговорота веществ в биосфере.

Сопоставление некоторых свойств прокариотных и эукариотных организмов приведено в таблице на стр. 208.

СЕМЕЙСТВО ПСЕВДОМОНАДЫ (PSEUDOMONADACEAE)

Типичными представителями эубактерий являются грамотрицательные неспороносные бактерии, объединяемые в семейство Pseudomonadaceae. Название семейства происходит от двух греческих корней: «псевдо» — сходный и «монас» — название группы простейших (животных) с полярно расположенными жгутиками. Поэтому к псевдомонадам относят как палочковидные бактерии с полярно расположенным жгутиком, так и слабоизогнутые палочки, физиологически крайне специализированные автотрофные хемосинтезирующие бактерии (Hydrogenomonas, Nitrosomonas, Thiobacillus) и обычные гетеротрофные бактерии (Pseudomonas), т. е. смешиваются представители питания — автотрофного и гетеротрофного.

Следовательно, в семейство Pseudomonadaceae входят грамотрицательные палочки, растущие в аэробных условиях или получающие энергию за счет анаэробного дыхания либо за счет связанного кислорода (денитрификация), но не брожения. Псевдомонады используют широкий спектр органических веществ, в том числе циклических соединений (гетероциклических и ароматических). Благодаря «всеядности» псевдомонады распространены повсеместно: в воде, почве, илах, переносятся с током воздуха. Многие из них образуют водорастворимые и флюоресцирующие пигменты.

Патогенность у псевдомонад выражена слабо, но даже такой обычно хорошо знакомый микробиологам сапрофит, как Pseudomonas aeruginosa, часто является возбудителем вторичной инфекции долго не заживающих ран и язв у человека и животных. Пигменты, выделяемые этим микробом, придают гною сине-зеленую окраску. Вспышки энтерита у новорожденных вызываются этой бактерией. Она же вызывает заболевания растений (табак и салат) и смертельные заболевания домашней птицы. Представители другого рода (объединяет 65 видов) — Xanthomonas — наносят большой вред сельскому хозяйству, деревообрабатывающей и другим видам промышленности, где используется растительное сырье. Они вырабатывают ферменты, которые разрушают протопектины — вещества, цементирующие клетки растений. Этот процесс приводит к ослизнению растительной массы, а растение — к гибели.

РОД ПСЕВДОМОНАС (PSEUDOMONAS)

Бактерии этого рода широко используются в хозяйственной практике, а также в качестве моделей для многочисленных теоретических исследований, поэтому мы и остановимся на этих микроорганизмах подробнее.

В 50—60-х годах нашего столетия в мировой и отечественной литературе появилось большое количество научных исследований о бактериях рода Pseudomonas, в частности об их флуоресцирующей группе. Эти исследования касаются вопросов использования флуоресцирующих бактерий для решения ряда практических и теоретических задач. Существует много патентов и научно-исследовательских работ американских, японских и советских авторов, где подробно представлены характеристики продуцентов, состав сред для выращивания бактерий и описаны условия культивирования для получения значительных количеств различных биологически активных соединений.

Так, при использовании в качестве продуцентов некоторых штаммов бактерий Ps. fluorescens осуществляется биосинтез органических кислот: глюконовой, 2-кетоглюконовой, α-кетоглутаровой и пировиноградной. Для получения аминокислот: глутаминовой, *l*-аспарагиновой, валина и метионина — также используются различные представители бактерий Pseudomonas fluorescens и Ps. aeruginosa.

Из окрашенных веществ, синтезируемых бактериями рода Pseudomonas, были выделены химические вещества, обладающие антибиотическими свойствами,— пиоцианин, хлорорафин, оксихлорорафин, феназин-1-карбоновая кислота и эругинозин. Все перечисленные пигменты обладают антибиотической активностью против грамположительных и грамотрицательных бактерий, дрожжей и грибов.

Кроме антибиотиков, в состав окрашенных веществ, синтезируемых псевдомонадами, входят витамины. Советские и зарубежные исследователи еще в 30-х годах нашего столетия отмечали, что в состав желто-зеленого флуоресцирующего пигмента, синтезируемого псевдомонадами, входят рибофлавин, фолиевая кислота, птерин. Использование современных методов исследования позволило выделить в кристаллически чистом виде и определить составные части витаминов птеридинового и каротиноидного типов, образуемых псевдомонадами.

В работах советских и зарубежных исследователей последнего десятилетия отмечается, что флуоресцирующие псевдомонады могут быть продуцентами ферментов. Так, советские исследователи изучают процесс синтеза фермента аспарагиназы, используя Ps. fluorescens. Аспарагиназа обладает канцеростатическими действиями. В ФРГ организовано производство фермента пероксидазы. В качестве продуцента пероксидазы также используют бактерии Ps. fluorescens.

В практике контроля пищевых продуктов флуоресцирующие псевдомонады издавна известны как индикаторы на зараженность.

Интенсивное развитие бактерий на пищевых продуктах сопровождается выделением флуоресцирующего пигмента. Этот признак применяется при отбраковке пищевых продуктов.

Решение ряда теоретических вопросов осуществляется с помощью модельных опытов с бактериями рода Pseudomonas: изучаются некоторые пути углеводного и аминокислотного обмена, отдельные этапы процесса дыхания микроорганизмов.

Японские и американские исследователи использовали псевдомонады для получения кристаллического цитохрома и изучения его аминокислотного состава.

Бактерии рода Pseudomonas широко распространены в природе. Их можно встретить в воздухе, почве, морских и пресных водоемах, сточных водах и иле, нефти и на газовых месторождениях. Псевдомонады были обнаружены на пищевых продуктах, телах животных, растениях, а также в гнойных ранах и экскрементах больных млекопитающих.

Интерес к этой группе бактерий все больше возрастает. Кроме микробиологов, фитопатологов и медицинских бактериологов, псевдомонады привлекают внимание также и ученых других профилей: лимнологов, почвоведов и т. д.

По Красильникову, бактерии рода Pseudomonas монолитны по морфологическим и очень разнообразны по культуральным и физиологическим признакам.

Клетки псевдомонад представляют собой мелкие одиночные грамотрицательные палочки. Спор и выростов не образуют, подвижны, имеют полярно расположенные жгутики. Число жгутиков у разных видов колеблется. Клетки в культурах часто объединяются в небольшие комочки или зерна, окруженные толстой слизистой оболочкой, иногда резко очерченной, — з о о г л е и.

К настоящему времени накопилось достаточно сведений, чтобы использовать некоторые биохимические признаки для таксономической характеристики рода. Так, например, химический состав клеточной стенки бактерий постоянен и, как правило, не изменяется на различных стадиях развития культуры или при возникновении мутаций. У бактерий рода Pseudomonas процент Г+Ц (гуанин + цитозин) в ДНК колеблется в пределах 58—69%.

Колонии бактерий очень разнообразны: слизистые и пастообразные, выпуклые и плоские, крупные и мелкие. У многих видов отмечается внутренняя структура колоний. Если их рассматривать в микроскопе при малом увеличении, то в одних случаях можно обнаружить мелкозернистую колонию; в других — ячеистую, напоминающую соты; в третьих — колонии в виде мелких комочков или зерен. Боль-

шинство видов имеет колонии без внутренней структуры — под микроскопом они выглядят как однородная гомогенная масса. Псевдомонады хорошо растут на обычных питательных средах — сложных органических.

Культуры различаются между собой способностью разлагать белки, использовать углевод, расщеплять крахмал, клетчатку, углеводороды, соединения ароматического ряда и другие сложные по составу вещества.

Большинство бактерий рода Pseudomonas обладает гетеротрофным типом обмена веществ, т. е. для построения тела им требуется готовое органическое вещество. Биосинтетические процессы при этом осуществляются за счет обмена окислительного типа, где кислород является конечным акцептором электронов, перенос которых связан с системой цитохромов. Некоторые представители этого рода могут существовать за счет анаэробного нитратного дыхания, другие используют энергию окисления водорода. Многие виды псевдомонад образуют пигменты, различные по окраске и химической природе; некоторые синтезируют витамины, антибиотики, токсины.

Среди представителей бактерий рода Pseudomonas есть формы, токсичные для животных организмов (патогенные бактерии). Имеется также немало фитопатогенных видов, поражающих растения.

Характеристика отдельных видов и групп бактерий рода Pseudomonas

В «Определителе бактерий и актиномицетов» (1949) Н. А. Красильникова описано более 200 видов бактерий рода Pseudomonas. Это наиболее полное и пока единственное систематическое описание, где представлены характеристики почти всех известных псевдомонад, которые распределены между собой в зависимости от характера своих признаков.

Для разделения этих бактерий на виды использован легко наблюдаемый признак пигментации, а также морфологические, культуральные и некоторые физиологические свойства. Особенно отмечен признак токсичности бактерий по отношению к животным и растительным организмам.

Ps. aeruginosa — классический представитель рода Pseudomonas. Различные штаммы этих бактерий можно обнаружить всюду: в почве, воде, воздухе, гнойных ранах и сточных водах. По сравнению с другими видами псевдомонад эти формы наиболее интенсивно исследуются бактериологами, изучающими патогенную группу, и фитопатологами. Бактерии Ps. aeruginosa обладают особым разнообразием свойств, но в то же время у них отмечаются характерные общевидовые морфологические и физиологические признаки. Клетки бактерий представляют собой мелкие палочки (1,0 — 1,5 × × 0,5 *мкм*), одиночные или соединенные в пары; имеют один-два, редко три полярно расположенных жгутика, грамотрицательные. Культуры образуют синий флуоресцирующий пигмент, в состав которого входят пиоцианин. Бактерии желатин разжижают, молоко не свертывают, не пептонизируют, нитраты восстанавливают до нитритов, используют углеводы с образованием кислоты; аэробы. Температурный оптимум развития около 37 °С. Окисляют глюконат, образуя слизь. Являются сильными окислителями углеводов (сахаров, органических кислот, углеводородов). Среди этих бактерий встречаются подвижные и неподвижные формы. Многие культуры синтезируют окрашенные соединения различных типов, хорошо проникающие в субстрат. В состав пигментов входят соединения феназинового и птеридинового ряда, а также флуоресцирующие сине-зеленые и желто-зеленые вещества.

Качественный состав пигментов и их количественный набор зависят от условий культивирования, немалое значение имеет и экологический фактор.

К этому виду близко примыкают бактерии Ps. schuilkilliensis, которые синтезируют сине-зеленый флуоресцирующий пигмент, диффундирующий в субстрат; температурный оптимум развития около 37 °С. Желатин разжижают медленно.

Культуры Ps. syncyanea образуют сине-зеленый флуоресцирующий пигмент. Желатин не разжижают, нитраты не восстанавливают; аэробы. Температурный оптимум развития около 25 °С.

Ps. scissa. Клетки мелкие (1,0 × 0,3 *мкм*), подвижные. Бактерии образуют желто-зеленый флуоресцирующий пигмент. Желатин не разжижают, молоко не изменяют, нитраты восстанавливают до нитритов; аэробы. Оптимум температуры роста около 27 °С. Эти псевдомонады были выделены из воды и почвы. К виду относятся 6 различных штаммов бактерий, обладающих сходными свойствами.

Ps. atlantica. Клетки мелкие, подвижные, с полярным жгутиком; колонии гладкие, блестящие. Культура энергично разжижает агар-агар и желатин, молоко пептонизирует, крахмал разлагает, нитраты не восстанавливает. Бактерии относятся к аэробам. Оптимальная температура роста около 25 °С. Эти псевдомонады были выделены из морской воды (Атлантический океан).

Ps. fluorescens. Мелкие палочки (1—2 × 6 *мкм*), подвижные, имеют 2—4 полярных жгутика. Бактерии грамотрицательные. Культуры бактерий образуют зеленовато-желтый флуо-

ресцирующий пигмент, который проникает в субстрат. Представители этого вида не синтезируют пиоцианин; хорошо развиваются на органических и синтетических средах. Колонии бесцветные или белые, выпуклые, гладкие, блестящие. Характерной особенностью этого вида является внешняя микроструктура колоний: при малом увеличении микроскопа поверхность колоний имеет характерное сетчатое или ячеистое строение. В бульоне бактерии образуют муть и пленку. Желатин разжижают, молоко не свертывают, нитраты восстанавливают до нитритов, образуют кислоту на глюкозе и сахарозе; аэробы. Оптимальная температура роста около 25 °C. Бактерии часто встречаются в воде, почве, на разных растительных и животных субстратах; не патогенны для животных.

Особое место занимает вид Ps. aurantiaca. Описание морфологических, культуральных и некоторых физиологических свойств бактерий этого вида встречается в основном в работах советских исследователей. Клетки бактерий этого вида палочковидные, 2—3 × 0,6 *мкм*, подвижные, имеют на конце 2—5 жгутиков. Колонии на питательных средах окрашены в оранжевый или красно-желтый цвет, гладкие, блестящие, плоские или выпуклые. Пигмент диффундирует в субстрат. Культуры хорошо растут на обычных питательных средах; желатин разжижают, молоко пептонизируют. Кислоту образуют при росте на глюкозе, сахарозе, манните, глицерине. Нитраты не восстанавливают, крахмал не разлагают, аэробы. Оптимальная температура роста около 25 °C. В состав оранжевого пигмента входит несколько веществ различной химической природы.

Морфологические, культуральные и физиолого-биохимические признаки псевдомонад

В последнее десятилетие появились фундаментальные исследования, касающиеся таксономической характеристики отдельных групп и видов бактерий рода Pseudomonas. В этих работах подробно описываются различные морфологические, культуральные и физиолого-биохимические признаки некоторых групп, видов или отдельных представителей бактерий этого рода. Японские исследователи Иицука и Комагата (1963) в своей монографии представили таксономическую характеристику 202 штаммов, относящихся к 28 видам псевдомонад. Эти бактерии были разделены на три группы на основании характеристики образуемых ими пигментов.

Флуоресцирующие бактерии. Эта группа объединяет представителей 12 видов бактерий. Все они синтезируют водорастворимые флуоресцирующие пигменты от желто-зеленого до оранжевого оттенка. Некоторые из них образуют синий пигмент, нерастворимый в воде. Бактерии этой группы активно разлагают углеводы. При росте на средах с гексозами образуют кислоты; на средах с лактозой и крахмалом не развиваются. Потребляют органические кислоты, растут на средах с ароматическими соединениями; аэробы. Восстанавливают нитраты до нитритов. Сероводород и индол не образуют. Распространены в воде, почве, сточных водах.

Ахромогенные бактерии. В эту группу входят бактерии, которые не синтезируют пигментов. Используют сахара, органические кислоты. Восстанавливают нитраты до нитритов. Сероводород и индол не образуют. Выделены из пищевых продуктов (пива, мяса).

Хромогенные бактерии. Эта группа объединяет бактерии 6 видов. Фитопатогенных форм среди них нет. Все бактерии образуют желтый пигмент, нерастворимый в воде; аэробы. Восстанавливают и потребляют нитраты. Гидролизуют крахмал. Образуют сероводород и индол. Выделены из почвы.

Японские авторы отмечают, что результаты, полученные при сравнении способности использовать различные углеродные соединения, подтверждают правильность разделения бактерий рода Pseudomonas на три группы по признакам пигментации. Все штаммы, отнесенные к флуоресцирующей группе, имеют общие свойства: подкисляют среду при использовании глюкозы, потребляют глюконат, разлагают ароматические соединения, обладают высокой активностью фермента цитохромоксидазы. Всех этих свойств у бактерий, отнесенных к ахромогенной и хромогенной группам, обнаружено не было. Следовательно, существует явная корреляция между характером углеводного обмена бактерий рода Pseudomonas и их пигментацией.

Американские ученые Станиер с сотрудниками (1966) представили фундаментальное исследование по таксономии бактерий рода Pseudomonas, положив в его основу физиолого-биохимические свойства этих бактерий. Было изучено 267 штаммов, принадлежащих к 10 видам. Значительная часть таксономических данных была получена путем применения метода, предложенного Дюреном де Йонгом (1926), который заключался в детальном изучении пищевых потребностей у большого количества бактерий. У каждого штамма изучали способность использовать в качестве единственного источника углерода и энергии 146 органических соединений. Были изучены углеводы, жирные кислоты, органические кис-

лоты, спирты, ароматические соединения, не содержащие азота в кольце, а также углеводороды.

Кроме того, исследовались: потребность бактерий в источниках азота, ростовых факторах, способность к денитрификации и другие физиолого-биохимические признаки.

Цитологические наблюдения включали исследования размера клеток, характера жгутикования, окраску по Граму, образование включений и т. п.

Полученные данные позволили разделить бактерии рода Pseudomonas на три группы: флуоресцирующую, кислотоиспользующую и щелочеобразующую.

В группу флуоресцирующих бактерий включены бактерии, относящиеся в основном к трем видам (Ps. aeruginosa, Ps. fluorescens, Ps. putida), и несколько представителей других видов. Все они синтезируют водорастворимый желто-зеленый флуоресцирующий пигмент, используют нитраты или соли аммония как источники азота, не образуют поли-ß-масляную кислоту в качестве резервного материала в клетках.

Эта группа бактерий делится на семь различных биотипов в зависимости от некоторых специфических признаков: способности синтезировать пигменты феназинового типа, образовывать леван из сахарозы, а также по наличию сильных денитрифицирующих свойств.

Кислотоиспользующие бактерии не синтезируют пигментов; они аэробы, лофотрихи. Все образуют в клетках поли-ß-оксимасляную кислоту в качестве резервного материала. Кроме этих признаков, описаны некоторые другие свойства, характерные для определенных штаммов, а не для групп бактерий.

В щелочеобразующую группу входит всего 7 представителей. Все эти бактерии бесцветные, аэробы, с монотрихиальным жгутикованием. Они лучше всего растут при температуре 41 °С. Такие бактерии обладают способностью к денитрификации.

Бактерии рода Pseudomonas интенсивно изучаются и их характеристика непрерывно обновляется и дополняется.

Обобщая некоторые сведения, накопленные к настоящему времени по таксономической характеристике бактерий рода Pseudomonas, можно отметить, что многие исследователи, пытаясь объединить свои данные по характеристике бактерий и изложить их в определенном таксономическом порядке, не всегда приходят к единому мнению. Это объясняется прежде всего тем, что к настоящему времени накоплено еще мало единых, научно обоснованных данных по оценке тех или иных свойств бактерий рода Pseudomonas.

Пигментация бактерий рода Pseudomonas

Изучение химического состава и природы пигментов, синтезируемых микроорганизмами, получило в настоящее время широкое распространение. Это объясняется тем, что пигменты одновременно могут быть физиологически активными веществами (антибиотиками, ферментами, витаминами, фитонцидами, стимуляторами роста), и также тем, что пигментация микроорганизмов в сочетании с другими физиологическими признаками может быть важным дополнением при систематике микроорганизмов.

Началом биологического подхода к изучению пигментов и некоторых вопросов их образования в клетке можно считать работы советских исследователей школы Н. А. Красильникова. Они установили, что у пигментных форм микроорганизмов существует коррелятивная зависимость между качественным составом пигмента и другими физиологическими признаками. Это касается красно-оранжевой группы актиномицетов, проактиномицетов и микобактерий, а также зеленых, синих и желтых групп актиномицетов.

Культуры бактерий рода Pseudomonas иногда утрачивают способность синтезировать пигмент. Например, некоторые бактерии Ps. aeruginosa могут временно или совсем утратить пигментацию. Известны и беспигментные штаммы этого вида.

Цвет окрашенных соединений, синтезируемых псевдомонадами, различен. Он может быть синим, сине-зеленым, желто-зеленым, желтым, оранжевым, красным, фиолетовым, коричневым и черным. Среди этих соединений есть растворимые и нерастворимые в воде вещества. Их синтез может происходить внеклеточно, а также внутриклеточно с накоплением в клетке и с последующим выходом из нее.

Как правило, определенные виды псевдомонад одновременно образуют комплекс пигментов различных типов, качественный и количественный состав которых подвержен изменениям и зависит от компонентов среды, условий культивирования (аэрация, освещенность, pH и т. д.), индивидуальных особенностей бактериальных штаммов и источников выделения (экологии бактерий).

В настоящее время еще нет возможности классифицировать все пигменты, синтезируемые бактериями из рода Pseudomonas, согласно их принадлежности к веществам определенного химического состава.

К настоящему времени известно химическое строение только окрашенных веществ феназинового ряда, некоторых птеридиновых производных, пигментов пиррольного и каротиноидного типов. Эти вещества были выделены в кри-

сталлически чистом виде, а затем было проведено подробное изучение их химических и физических свойств.

Окрашенные соединения феназинового типа. К пигментам — производным феназина — относятся пиоцианин, гемипиоцианин, хлорорафин, оксихлорорафин, феназин-1-карбоновая кислота, иодинин и эругинозин. Строение этих веществ известно, осуществлен их синтез. Все они являются антибиотиками, обладают активностью против грамположительных и грамотрицательных бактерий, дрожжей и грибов, а также проявляют фитотоксические свойства.

Пиоцианин и гемипиоцианин — родственные химические соединения, образуемые культурой Ps. aeruginosa. Пиоцианин — синий нефлуоресцирующий пигмент — обычно образуется при культивировании Ps. aeruginosa на естественных и синтетических средах. Начиная с 90-х годов прошлого столетия ученые занимаются подбором сред, обеспечивающих максимальное образование антибиотика пиоцианина. Гемипиоцианин — пигмент желтого цвета.

Хлорорафин и оксихлорорафин — родственные химические соединения. Хророрафин зеленого цвета, оксихлорорафин— желтого. На воздухе хлорорафин быстро окисляется, превращаясь в оксихлорорафин. Эти вещества образуют бактерии Ps. aeruginosa и Ps. chlororaphis.

Феназин-1-карбоновая кислота — пигмент желтого цвета, образуемый Ps. aeruofaciens. Этот пигмент могут синтезировать некоторые штаммы Ps. aeruginosa и Ps. fluorescens.

Иодинин — пигмент сине-фиолетового цвета с медным блеском — образуется при культивировании Ps. iodinum на синтетических и белковых средах.

Эругинозин — красный пигмент—синтезируется одной из культур Ps. aeruginosa. Этот пигмент состоит из двух веществ, которые были разделены на два пигмента *A* и *B*, полученные в кристаллически чистом виде. В 1 *л* культуральной жидкости содержится 12—20 *мг* пигмента *A* и 30—40 *мг* пигмента *B*. Оба вещества растворимы в воде и нерастворимы в щелочных растворах, на воздухе приобретают желтый цвет. При использовании новейших физико-химических методов анализа (магнитные резонансные спектры) была установлена структурная формула эругинозина *B*.

Окрашенные соединения феназинового типа могут синтезироваться бактериями рода Pseudomonas в комплексе с другими веществами. Например, один штамм Ps. aeruginosa при определенных условиях может синтезировать одновременно три пигмента.

Окрашенные соединения птеридинового типа. Окрашенные формы псевдомонад синтезируют пигменты, в состав которых входят вещества птеридинового типа. Эти вещества были выделены в кристаллически чистом виде, а использование новейших химических и физических методов анализа позволило изучить их структуру. Птерины входят в состав пигментов и витаминов животной и растительной природы. Впервые они были обнаружены в цветных экстрактах крыльев бабочек и частях тела различных насекомых, в составе пигментов некоторых высших грибов и бактерий.

Среди окрашенных форм рода Pseudomonas часто встречаются виды, синтезирующие яркий желто-зеленый флуоресцирующий пигмент, хорошо диффундирующий в питательную среду. Кроме этих соединений, некоторые виды образуют вещества красного и синего цвета. В комплексе этих окрашенных соединений также обнаружены птерины.

Желто-зеленые флуоресцирующие пигменты. Интенсивность желто-зеленой флуоресцирующей пигментации псевдомонад зависит от условий культивирования, источников выделения и штамма. До настоящего времени точно еще неизвестно, какие органические соединения и сколько их входит в состав флуоресцирующего пигмента.

Начиная с 30-х годов нашего столетия исследователи пытаются установить химическую структуру этих веществ, изучая их в комплексе с другими соединениями, стремясь выделить их в кристаллически чистом виде.

Впервые Эллиот (1958) выделил в кристаллически чистом виде водорастворимый флуоресцирующий пигмент, синтезируемый Ps. fluorescens и Ps. ovalis. Применяя метод электрофореза, он изолировал это вещество и установил его птеридиновую природу. Чаркобарти с сотрудниками (1964), изучая химический состав пигментов, синтезируемых Ps. fluorescens, получил кристаллы светло-коричневого цвета.

Изучение химического состава этого вещества позволило авторам отнести его к птеридиновым производным.

Синие пигменты были обнаружены в клетках Ps. indigofera, которые окрашены в синий цвет. Эти соединения состоят из комплекса веществ различной окраски, где доминирует синяя. Синие пигменты птеридинового типа были получены в кристаллически чистом виде. Изучены их химические и физические свойства, проведен элементарный анализ компонентов и определена структурная формула. К синим пигментам относится индигоидин. Это внеклеточный пигмент фиолетово-синего цвета.

Синий внутриклеточный (нерастворимый) пигмент, также относящийся к птеридиновым производным, накапливается в большом количестве в бактериальных клетках Ps. lemonieri. Этот пигмент в субстрат не диффундирует.

Синий растворимый пигмент обнаружен при культивировании бактерий Ps. nigrifaciens. Коричнево-черные с темными кристаллами на поверхности, колонии этих бактерий содержат окрашенные и неокрашенные клетки, которые располагаются при росте в виде концентрических окружностей. Пигмент был выделен в чистом виде из клеток, затем хроматографически разделен на три фракции: коричневого цвета, синего и флуоресцирующую желтого цвета.

Из очищенной фракции синего цвета были получены кристаллы. Изучены химические и физические свойства, проведен элементарный анализ и определена структурная формула соединения. По своим химическим и физическим свойствам этот пигмент сходен с индигоидином и относится к соединениям птеридинового ряда.

Пигменты красного цвета. В 1937 г. Маршал изолировал из питьевого родника бактерию, синтезирующую смесь флуоресцирующих пигментов, в состав которых входит красный пигмент. Эта бактерия названа Ps. roseus fluorescens. Бактерии, развиваясь на синтетической среде без железа, синтезируют красный и зеленый флуоресцирующие пигменты. Эти соединения были выделены в кристаллически чистом виде и установлена их химическая природа. В состав комплекса этих пигментов входят птерины, рибофлавин и люмохром.

Окрашенные соединения типа пиррола. Кроме птеридиновых пигментов, бактерии рода Pseudomonas синтезируют красные пигменты — антибиотики, принадлежащие к веществам типа пиррола: пиолутеорин, пирролнитрин, изопирролнитрин. Эти соединения были выделены из комплекса других окрашенных веществ в кристаллически чистом виде и установлена их химическая формула. Все эти вещества обладают антибиотической активностью против грамположительных и грамотрицательных бактерий, дрожжей и грибов.

Окрашенные соединения каротиноидного типа. В работах последнего времени описан ряд штаммов бактерий рода Pseudomonas, которые, развиваясь на специфических синтетических средах, синтезируют внутриклеточные нерастворимые в воде пигменты желтого, розового и красно-оранжевого цвета. Использование современных методов исследования (хроматография, электрофорез и т. д.) позволило установить каротиноидную природу этих соединений. Так, Ps. echinoides и его мутантные формы, а также Ps. methanica при развитии на синтетической среде синтезируют комплекс желто-оранжевых пигментов каротиноидного типа.

Большое количество пигментов, синтезируемых псевдомонадами, обладает фоточувствительностью, флуоресценцией и различной степенью растворимости. Биологическая роль и пути синтеза этой обширной группы соединений почти не изучены. Тщательное исследование пигментов, образуемых псевдомонадами, необходимо не только для уточнения систематики этого рода, но и для изучения физиологии отдельных видов и штаммов псевдомонад.

РОД ГАЛОБАКТЕРИУМ (HALOBACTERIUM)

К этому роду относятся облигатные галофилы, способные развиваться в питательных растворах, содержащих не менее 12% соли (NaCl). Экстремальные галофилы выделены норвежским ученым Х. Ларсеном из насыщенных растворов солей. При понижении концентрации солей в окружающей среде клеточная стенка бактерий разрушается. Палочковидные клетки превращаются в шаровидные сферопласты. При дальнейшем понижении концентрации соли клетки взрываются, так как внутриклеточное осмотическое давление оказывается очень высоким. Как было изучено, энзимы этих экстремальных галофилов активны лишь при высокой концентрации солей K и Na. Такие микроорганизмы, являясь гетеротрофами и используя энергию органических соединений, погибают в присутствии избытка пищи при поступлении воды в среду, понижающей концентрацию солей. Они не могут не быть галофилами. Являясь представителями своеобразной группы «высоленных форм» жизни, эти микробы обречены на существование в условиях соляной рапы. Любопытно отметить, что поиски этих форм были начаты с порчи рыбы и цветения соли в соляных испарительных бассейнах США (цветение соли отражает массовое развитие экстремальных галофильных бактерий, образующих розовый пигмент).

РОД БДЕЛЛОВИБРИО (BDELLOVIBRIO)

Исключительный интерес представляют недавно описанные немецким исследователем Г. Штольпом (1963) бактерии, паразитирующие внутри клеток других грамотрицательных бактерий. В пределах рода достоверно описан один вид — Bdellovibrio bacteriovorus. Бактерия представляет собой мелкую грамотрицательную, слегка изогнутую палочку. Размеры клетки: длина — 1 *мкм*, толщина — 0,3 *мкм*. Клетки снабжены одним полярно расположен-

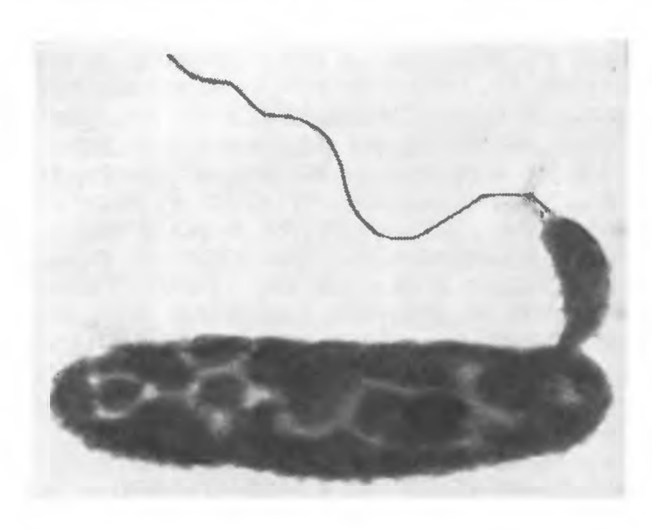


Рис. 22. Прикрепление паразитической бактерии Bdellovibrio к клетке хозяина — Pseudomonas (по Штольпу, 1963).



Рис. 23. Прохождение паразита внутрь клетки-хозяина. Ультратонкий срез (по Штольпу, 1963).

ным толстым жгутом (толщина 28 *нм* по сравнению с типичным жгутиком бактерий, толщиной 15—20 *нм*). Прикрепляясь к клетке-хозяину, паразит проникает внутрь клетки и развивается там. Именно все эти свойства побудили первооткрывателей дать этим бактериям приведенное выше название. Латинское слово «Bdello», означающее «пиявка», в сочетании с «vibrio» (вибрион) составило родовое название. «Vorus» — значит «пожирающий» — в сочетании с «bacterio» составило видовое название. В итоге эти, несомненно, интересные бактерии получили интригующее название «пиявко-вибрион, пожирающий бактерии».

Немало хлопот доставляет этот организм исследователям ввиду его очень мелких размеров: он проходит через мелкопористые фильтры с диаметром пор, равным 0,45 *мкм* и даже 0,22 *мкм*, на которых задерживаются другие бактерии. Bdellovibrio bacteriovorus отличается от подобных ему бактерий прежде всего по тонкому строению жгутика. Он состоит из двух частей — сердцевины (толщина 13 *нм*) и чехла (7,5 *нм*), который покрывает жгутик. Чехол является продолжением клеточной стенки на жгутике. На противоположном полюсе клетка-паразит оснащена слизистой маской, лежащей сверху на складках, образованных клеточной стенкой. Этой частью паразит прикрепляется к поверхности клетки-хозяина (рис. 22). Здесь же можно часто видеть очень тонкую (45—55 Å) короткую (0,8 *мкм*) нить, которая, как предполагают, подтягивает клетку-паразита к атакуемой клетке-хозяину. По тонкому строению клетки-паразита неотличимы от обычных грамотрицательных бактерий. Лишь мелкие размеры и способ добывания пищи выделяют их — они проникают внутрь клеток-хозяев и там развиваются (рис. 23 и 24).

Клетки-паразиты не случайно сталкиваются с клетками-хозяевами, а активно ищут их. К слову, следует заметить, что паразиты перемещаются быстрее, чем многие другие клетки бактерий. Если поиск увенчался успехом, то можно под микроскопом увидеть удивительную картину преследования клетки-хозяина (какая-либо грамотрицательная бактерия) двумя-тремя клетками-паразитами. Преследуемая клетка активно сопротивляется, сбрасывая с помощью резких движений прикрепившихся паразитов. Иногда одну клетку-хозяина преследуют несколько клеток-паразитов. Такое разыскивание, преследование и, наконец, внедрение в клетку-хозяина протекает бурно и напоминает атаку (так и называется этот процесс в литературе). Прикрепление паразита начинается с вращательного движения вокруг своей оси, но может быть и шарнирным движением конца клетки-паразита на клеточной стенке хозяина. Скорость вращения достигает 100 *об/мин*. Прикрепившиеся клетки-паразиты очень прочно связаны с клеткой-хозяином. Их невозможно отделить ни встряхиванием, ни ультразвуком. При длительной обработке они гибнут вместе с хозяином, но не отделяются.

При вращении клетка-паразит пробуравливает клеточную стенку хозяина (см. рис. 23); паразит, проникнув внутрь клетки-хозяина, оттесняет протопласт и располагается между клеточной стенкой и цитоплазматической мембраной, где он многократно размножается. Клетка-хозяин похожа на «мешок», набитый паразитами (20—50 клеток-паразитов в одной клетке-хозяине; рис. 25). Эти интересные наблюдения проведены советскими исследователями Е. Н. Мишустиным и Э. С. Никитиной.

В настоящее время известно довольно много бактерий, различающихся морфологически, которых относят к роду Bdellovibrio, причем наряду с мелкими вибриоподобными клетками встречены довольно крупные палочки. Это не должно удивлять, так как в процессе проникновения в клетку через сравнительно маленькое отверстие клетка-паразит сужается и как бы продавливается через отверстие, «просачиваясь» внутрь клетки-хозяина.

Процессы атаки, внедрения паразита внутрь клеток-хозяев протекают очень быстро. Спустя 2—3 *мин* после атаки клетки-паразиты внедряются в клетки-хозяев. По истечении 10—60 *мин* они полностью проникают в хозяев, а через 3—5 *ч*, завершив разрушение атакованных ими клеток-хозяев, паразиты освобождаются из разрушенных клеток. Инфицированная паразитом клетка уже вскоре после атаки подвергается большим структурным изменениям, что связано в первую очередь с нарушением целостности и прочности клеточной стенки. Изменяются контуры клетки — возникают шаровидные сферопласты. Вслед за стенкой идет разрушение содержимого клеток.

Наряду с паразитическими формами Bdellovibrio возникают сапрофитные, образующие желтый пигмент. Е. Н. Мишустину и Э. С. Никитиной удалось доказать, что часть паразитов, выбравшись из обломков разрушенной ими клетки-хозяина, переходит не к сапрофитному способу питания, а в состояние покоя, образуя цисты. Это овальные, почти круглые клетки с уплотненной ядерной зоной и толстой оболочкой. Размеры их необычайно малы, и они оставались не замеченными многими микробиологами (рис. 26).

Особый интерес представляет конечный результат атаки и развития паразитов в клетках других бактерий — их разрушенные (лизированные) остатки. Такие остатки (детрит) часто обнаруживаются в субстратах, где живут микробы. Они остаются после отмирания стареющих клеток микробных популяций, особей, лизированных фагами, и др. Все указанное относится к эндогенному типу лизиса, когда действующий фактор (в случае отмирания старых клеток сказывается разрушение клетки изнутри ферментами) находится внутри клетки и его действие направлено от центра к поверхности клетки. Bdellovibrio атакует клетку сверху, нарушая целостность клеточной стенки и лишь затем проникая внутрь. Клеточная стенка хозяина разрушается под влиянием ферментов паразита, обнажая ленты мембранных структур (рис. 27). Атакованные паразитами клетки с нарушенной стенкой часто образуют вздутые за счет внутреннего осмотического давления клетки (сферопласты), из которых

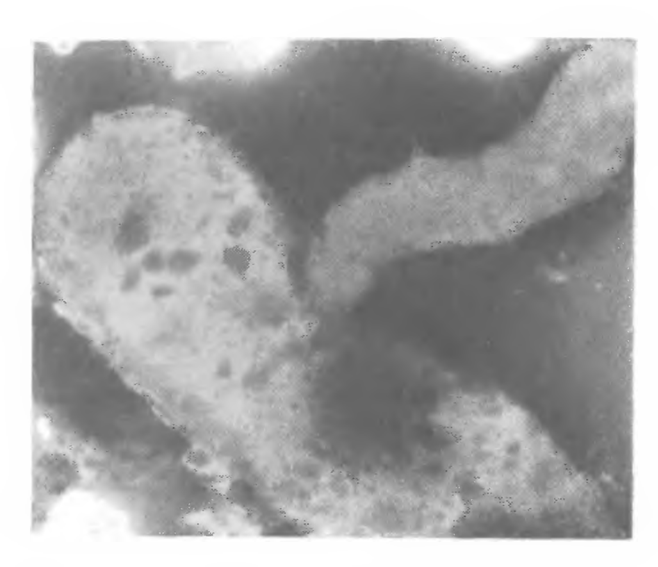


Рис. 24. Атака паразитической бактерией клетки-хозяина. Увел. × 35000.

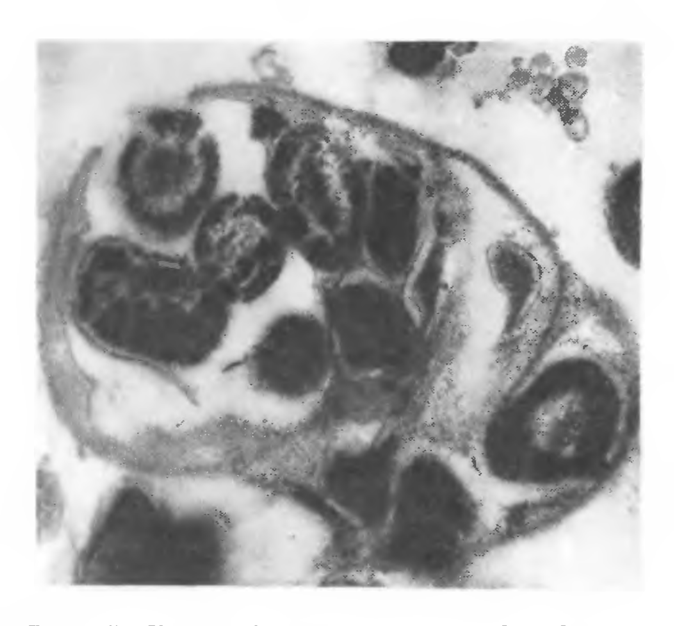


Рис. 25. Клетка бактерии-хозяина (Tuberoidobacter sp.), заполненная размножившимися паразитами. Электронная микрофотография. Увел. × 40000.

вышвыриваются наружу цепочки мембран — внутренние структуры (интрацеллюлярные мембраны), на которых ориентированы ферменты, обеспечивающие важнейшие жизненные функции клетки. Эти остатки клеток-хозяев, убитых бактериями-паразитами, еще долгое время остаются в среде, лишь постепенно разрушаясь под влиянием уже других, обычных сапрофитов — «мусорщиков», но все еще остаются на поле битвы следы веществ — индикаторов бурных процессов гибели клеток — со-



Рис. 26. Цисты (форма покоя) паразитических бактерий Bdellovibrio. Увел. × 50000.

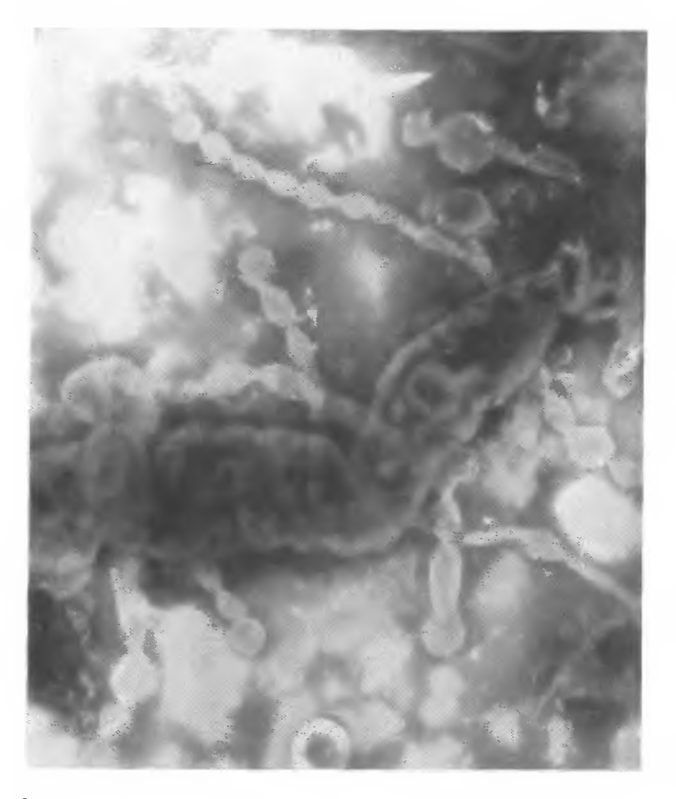


Рис. 27. Разрушенная клетка неспороносной палочки. Видны выброшенные из клетки цепочки внутриклеточных мембран (мезосом). Увел. × 25000.

ставные части клеточных стенок бактерий: мурамовые кислоты, составляющие мешок, покрывающий клетки.

Паразитические бактерии Bdellovibrio широко распространены в природе. Они встречаются в воде рек, озер, морей, в почвах разных географических зон в сравнительно небольших количествах, как бы выжидая момента атаки в случае появления большого количества клеток других бактерий, в первую очередь больных. В этом случае активизируются не только клетки паразита, но и его формы покоя — цисты, которые быстро прорастают. Bdellovibrio выполняют роль волков в микробном сообществе, выедая не всю, а часть популяций клеток (никогда не наблюдалось полного уничтожения хозяев). Объектами атаки (хозяевами) паразитов являются практически все бактерии, но в первую очередь грамотрицательные, в том числе возбудители опасных эпидемических болезней, например холеры. Использование Bdellovibrio (предварительно накопленного в лабораторных условиях) для обеззараживания воды в водоемах уже нашло применение.

Характер взаимоотношений Bdellovibrio-паразита с другими бактериями-хозяевами является ярким примером широко распространенного в живом мире нашей планеты одного из трех способов добывания пищи. Два других — сапрофитный и хищный способ добывания пищи. Тем не менее между этими способами нет больших различий. Сапрофиты питаются мертвыми микроорганизмами, хищники убивают сами или пользуются услугами других «убийц», а паразиты поедают своих хозяев постепенно, совсем не стремясь их убить, по крайней мере немедленно. Таким образом, все живые существа могут быть разделены на «пожираемых» и «пожирающих», и исследование явления паразитизма на любом уровне представляет общебиологический интерес.

ДРУГИЕ ПСЕВДОМОНАДЫ

Род ацетомонас (Acetomonas). К этому роду принадлежат грамотрицательные палочковидные бактерии-монотрихи, способные окислять этанол только до уксусной кислоты. К ним близки представители рода ацетобактер (Acetobacter) и другие, окисляющие уксусную кислоту до конца.

Род зимомонас (Zymomonas). Сюда включены палочковидные бактерии с полярным жгутиком, достигающие 2 *мкм* длины. Сбраживают глюкозу до спирта (около 10%), молочной кислоты и CO_2. Факультативные анаэробы. Встречаются в бродящих растительных соках.

СЕМЕЙСТВО БАКТЕРИИ (BACTERIACEAE)

К этому семейству принадлежат грамотрицательные бактерии с перитрихиальным жгутикованием. Большинство представителей этого семейства — сапрофиты, свободно живущие в воде (пресной и морской), почве, сточных водах, на разлагающихся остатках животных

и растений. Сходство между ними очень велико, что часто затрудняет отнесение их к отдельным родам. Часть представителей семейства имеет важное значение для промышленности, сельского хозяйства и медицины. К семейству относится более сотни видов.

Многие виды хорошо сохраняются в воде, почве, сточных водах, молочных продуктах и на растениях. Некоторые патогенны для растений (эрвиниа — Erwinia); другие являются возбудителями тяжелых заболеваний человека: брюшного тифа (сальмонеллы — Salmonella typhi), паратифов, дизентерии (шигеллы — Shigella). Меньшей патогенностью обладают бактерии из рода протеус (Proteus), хотя и они являются возбудителями тяжелых инфекций. Сюда же относится широко распространенная в природе хромобактерия Chromobacterium prodigiosum — палочка чудесной крови, обладающая способностью образовывать кроваво-красный пигмент при развитии на пищевых продуктах. В средние века те люди, у которых хлеб покрывался колониями красного цвета Chromobacterium prodigiosum, подвергались гонениям, вплоть до сожжения на костре в качестве «сообщников дьявола». Так безобидная сапрофитная палочка оказывалась из-за невежества церковников источником страшных бед для многих людей.

В семейство Bacteriaceae входят также представители клубеньковых бактерий (Bacterium radicicola) и рода агробактериум (Agrobacterium). Клубеньковые бактерии — Bacterium radicicola, синоним — ризобиум (Rhizobium) будут рассмотрены в разделе, посвященном основной физиологической функции этих бактерий — способности фиксировать атмосферный азот в симбиозе с высшими растениями.

РОД БАКТЕРИУМ (BACTERIUM)

Представлен организмами с грамотрицательными мелкими палочковидными клетками с перитрихиальным жгутикованием.

Одной из наиболее изученных бактерий рода Bacterium является кишечная палочка Bacterium coli (в ряде определителей описывается под другим названием — Escherichia coli). Эта палочка всегда содержится в кишечнике людей и животных. Поэтому обнаружение ее в воде и пищевых продуктах свидетельствует об их загрязнении. Некоторые штаммы (разновидности) Bacterium coli вызывают заболевания у людей.

Вряд ли можно назвать другой микроорганизм из огромного мира микробов, который был бы в такой степени изучен и использовался бы в качестве модели для бесчисленного множества исследований энзиматических процессов, закономерностей роста и развития бактерий, тонкого строения клеток, изучения генетических закономерностей и многого другого, как кишечная палочка. Эта бактерия сыграла в микробиологии, биохимии и генетике такую же роль, как лягушки, кролики и собаки в физиологии и медицине. Именно на Bacterium coli была установлена особенность строения клеточной стенки грамотрицательных бактерий, подтверждена способность неспороносных бактерий выживать длительное время в замороженном состоянии в условиях Антарктиды. Показано, что замораживание при температуре —70 °С и даже при сверхнизкой температуре —195 °С меньше повреждает бактерии, чем замораживание при —20 °С, особенно в случае чередующегося замораживания — оттаивания, что приводит к гибели большинство клеток. В последующем эти сведения были широко использованы в науке и производстве. Исследовалось также отношение бактерий к температуре и установлен порог (45—50 °С), за пределами которого мезофилы (средние по выживаемости при повышенной температуре) не развиваются.

Кишечная палочка оказалась пригодной моделью для выяснения отношения бактерий к засоленности среды. Нижний порог концентрации соли (NaCl) оказался равным 3,5 %.

Исследования, проведенные на кишечной палочке, дали возможность детально изучить биосинтез макромолекул (нуклеиновых кислот, белков) в микробной клетке. Было установлено, что в период активного роста и размножения все процессы биосинтеза макромолекул строго сбалансированы. При влиянии отдельных факторов среды (продуктов обмена веществ, например, аминокислот) действие некоторых ферментов тормозится, что нарушает нормальный метаболизм у микробных клеток. Это приводит к болезни клеток, к возникновению патологически измененных (инволюционных) форм и гибели популяции (сообщества) бактерий.

Прокариотные организмы, типичным представителем которых является Bacterium coli, не обладают истинным ядром, а лишь ядерной зоной, где находятся фибриллы ядерной нуклеиновой кислоты (ДНК) — генетический материал клетки. При быстром лизисе клеток спиральная молекула ДНК выпадает в виде длинной нити, превышающей по длине во много раз клетку бактерий. Например, при длине клетки Bacterium coli 2 *мкм* длина ДНК — 1100—1400 *мкм*. Внутри клетки ДНК свернута и не имеет свободных концов, т. е. кольцеобразна. У бактерий имеется одна хромосома, каждый участок которой — ген — ответствен за отдельное наследственно закрепленное

свойство бактерий. Для кишечной палочки составлена генетическая карта, на которой указаны места локализации и последовательность генов на кольцевидной хромосоме. Этому предшествовала огромная аналитическая работа, позволившая установить общебиологические закономерности на бактериальном тест — объекте. Для бактерий свойствен половой процесс, сопровождающийся передачей генетического материала при контакте клетки с клеткой — так называемая конъюгация. При этом клетки соединены мостиком, через канал которого генетический материал передается от клетки-донора к клетке-реципиенту. Такая пара клеток объединяется с помощью особых коротких фимбрий, обладающих каналом внутри. По этим каналам передается прежде всего фактор *F* — фрагмент ДНК, по величине соответствующий фаговой ДНК, и затем часть хромосомы. Детали механизма передачи хромосом в настоящее время изучаются на Bacterium coli. Трудно переоценить вклад кишечной палочки в современную микробиологию, биохимию и генетику.

Многими исследователями описан ряд видов рода Bacterium, образующих либо не образующих пигменты, широко распространенных в природных средах обитания — в почве, иле, воде. Они играют исключительно важную роль в круговороте веществ в биосфере.

ДРУГИЕ РОДЫ СЕМЕЙСТВА

Род хромобактериум (Chromobacterium). К этому роду принадлежат бактерии, образующие фиолетовый водонерастворимый пигмент — продукт окисления аминокислоты триптофана. Эти бактерии сходны по физиологии с аэробными псевдомонадами.

Род флавобактериум (Flavobacterium). Представители рода широко распространены в почве и воде, некоторые из них подвижны. Пигмент чаще не образуется. Способны использовать широкий спектр органических веществ. Отдельные виды и штаммы разлагают лигнин (важное вещество природного растительного опада) и некоторые гербициды (вещества, подавляющие развитие растений-сорняков на полях). Сами гербициды и продукты их превращения опасны для человека и животных. К флавобактериям близки бактерии из рода Агарбактериум (Agarbacterium), способные разлагать агар (полисахарид водорослевого происхождения, используемый в лабораторных средах).

Род фузобактериум (Fusobacterium). В этот род входят облигатно анаэробные грамотрицательные палочки, встречающиеся в пищеварительном тракте животных.

Род ахромобактер (Achromobacter). Представители рода широко распространены в природе, являясь типичными аэробными гетеротрофами. Хотя они морфологически сходны с бактериями кишечной группы (Bact. coli), серологически между ними родственные связи не проявляются. Многие виды являются обитателями ризосферы (зоны корня) растений. Способны к разложению гербицидов, что характеризует их роль в самоочищении почвы от загрязнения ее неприродными веществами.

Род агробактериум (Agrobacterium). Типичные представители рода чаще подвижные, аэробные, грамотрицательные палочки. Многие виды патогенны по отношению к растениям. Клетки мелкие (0,2—0,8×1,0—3,0 *мкм*). Некоторые клетки имеют один жгутик в полярном или латеральном положении; для других характерен пучок или перитрихиальное расположение жгутиков. Количество и локализация жгутиков зависят от питательной среды. Это лишний раз подчеркивает ненадежность характера жгутикования клеток как таксономического признака, и читателю легко оценить несовершенство существующего разделения на отдельные таксономические группы неспорообразующих подвижных бактерий по одному из признаков.

Многие виды рода Agrobacterium участвуют в превращении лигнина и гумусовых веществ в почвах. Ряд видов способен, подобно клубеньковым бактериям, жить в тканях растений или в тесной ассоциации с ними.

К этому роду отнесен недавно описанный автором настоящей главы новый почвенный микроорганизм — Agrobacterium polyspheroidum. Клетки этой бактерии представляют собой палочки, вся поверхность которых усеяна сферическими выростами, расположенными по спирали. Размеры клеток средние (0,6—0,8×1,2—5,1 *мкм*), но диаметр сферических вздутий очень мал (0,015—0,07 *мкм*). Поэтому их можно различить только в электронном микроскопе (рис. 28). Молодые шаровидные клетки снабжены одним жгутиком. Размножаются перетяжкой с образованием дочерней подвижной клетки, часто с несколькими жгутиками. Кроме того, клетки нередко образуют почки, длительное время дорастающие до размеров материнской клетки, не отделяясь от нее. По уровню питательных веществ в среде этот организм следует отнести к олиготрофотолерантным бактериям, т. е. к бактериям, способным использовать следовые количества источников пищи. Часто встречаются в разных типах почв Европы, Азии и Америки.

Род тубероидобактер (Tuberoidobacter). В этот род были выделены автором настоящей главы в 1970 г. неизвестные ранее грамотри-

цательные, гетеротрофные, аэробные палочки с бугристыми выростами, чем и определился родовой эпитет (tuberoid — бугорок). Клетки крупные (2—5 × 0,8—0,9 *мкм*), усеянные бугорчатыми выростами (на ультратонких срезах видно, что выросты сформированы клеточной стенкой и цитоплазматической мембраной, что роднит их с почкующимися и стебельковыми бактериями). Выросты различимы не только в электронном микроскопе, но и в световом (рис. 29). Клетки делятся перетяжкой с образованием меньшей дочерней клетки, снабженной одним или несколькими жгутиками. Бактерии способны также образовывать почки, длительно не отделяющиеся от материнской клетки и достигающие размеров, превышающих материнские. Часто на дочерней клетке, не отделенной от материнской, образуются также почки, в результате чего возникает сложный конгломерат, состоящий из 3—5 и более клеток. Иногда на одной материнской клетке образуется несколько почек. Типовой вид рода — Tuberoidobacter mutans.

По потребностям в источниках энергии эти бактерии относятся к олиготрофам. Повышенные концентрации углеводов тормозят рост, а аминокислоты вызывают заболевания клеток и патологические изменения, завершающиеся гибелью особей. Организмы встречены в почвах с высоким содержанием гумуса и растительного опада. Бактерии из рода Tuberoidobacter обладают признаками, роднящими их как с родом Agrobacterium, так и с почкующимися бактериями.

Род селиберия (Seliberia). Бактерии, образующие звездообразные скопления, были впервые обнаружены Т. В. Аристовской (1965) и выделены в самостоятельный род, которому присвоено название Seliberia (по фамилии советского микробиолога Селибера). Эти бактерии очень широко распространены в подзолистых почвах и могут быть выявлены с помощью капиллярного метода Б. В. Перфильева и Д. Р. Габе, в частности, при применении почвенных педоскопов. Педоскопы представляют собой небольшие тонкие пластинки, внутри которых имеются капиллярные каналы. При помещении в толщу почвы в каналах развиваются природные сообщества микроорганизмов, так как каналы педоскопа служат как бы продолжением капиллярных (волосных) ходов самой почвы. За разработку капиллярных методов исследования микрофлоры илов и почв Б. В. Перфильев и Д. Р. Габе удостоены Ленинской премии. Применение капиллярных методов позволило ученым сделать ряд важных открытий.

При микроскопировании стенок капилляров педоскопа, пробывшего в подзолистой почве

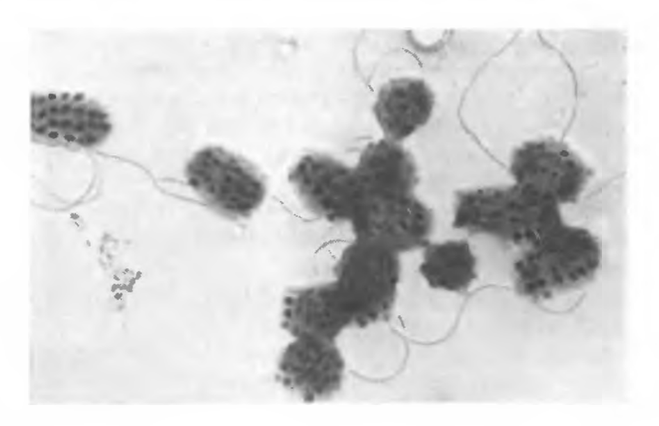


Рис. 28. Почвенная бактерия со сферическими выступами на поверхности клетки (Agrobacterium polyspheroidum). Увел. × 15000.



Рис. 29. Клетка бактерии с бугристыми выростами — представитель нового рода Tuberoidobacter. Увел. × 30000.

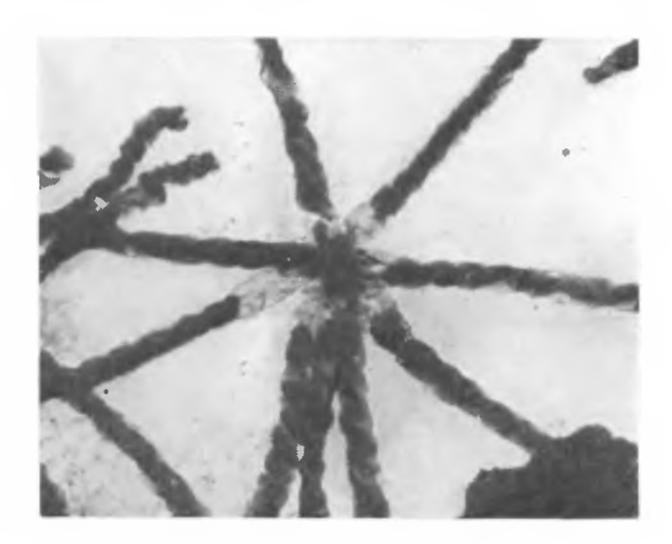


Рис. 30. Группа клеток Seliberia, образующих звездообразную розетку (по Аристовской 1965). Увел. × 15000.

в течение нескольких недель, как правило, обнаруживаются звездчатые скопления бактериальных клеток. В некоторых случаях они покрыты мощными железистыми отложениями. Такие скопления (розетки) напоминают крошечных ежей. В электронном микроскопе удается рассмотреть, что эти довольно крупные (до 10—15 *мкм* длиной) палочковидные клетки имеют четко выраженную спиральную извитость, напоминающую канат (рис. 30). Деление клеток происходит путем перетяжки с образованием меньшей дочерней клетки, снабженной одним или несколькими жгутиками. Дочерние клетки активно подвижны и слабо извиты. В последующем клетки объединяются в группы, образуя розетки, соединенные слизистой массой, выделяемой одним из полюсов клетки. Встречаются также ветвящиеся клетки.

По физиологическим свойствам бактерии рода Seliberia являются типичными гетеротрофами и способны развиваться в средах для сапрофитных бактерий, лучше в жидких, чем в плотных средах. Хорошо растут на агаризованной воде и почвенном экстракте. При росте на обычных лабораторных средах морфология клеток значительно изменяется. Иногда клетки сильно вытягиваются и образуют уродливые



Рис. 31. Извитые клетки неизвестной бактерии. Увел.× 20000.

формы, что свидетельствует о несоответствии обычно принятых сред природным субстратам. Являясь типичными олиготрофами (организмами, растущими на средах с очень низкой концентрацией органических веществ), Seliberia почти не накапливают продуктов обмена в процессе своего развития на органических средах. На средах с углеводами не образуется ни кислоты, ни газа.

В отдельных случаях отмечается очень слабое повышение pH среды. Единственный продукт обмена, который обнаруживается в заметных количествах при выращивании бактерий на гумусовых (гумус — органическое вещество почвы) средах,— гидрат окиси железа. Так как Seliberia не является автотрофом, образование гидроокиси можно объяснить лишь тем, что железо, прочно связанное хелатной (комплексной) связью с гумусом, высвобождается под влиянием бактерий-спутников (они всегда встречаются вместе с Seliberia). Бактерии-спутники активно разлагают гумусовый компонент, а железо в виде гидрата окиси железа оседает на колониях Seliberia со спутниками.

В природе звездообразующие бактерии рода Seliberia встречаются в разных состояниях. Иногда они покрыты отложениями, в других случаях эти отложения отсутствуют. Хотя в биологической аккумуляции железа Seliberia уступает другим видам бактерий, все же их роль в накоплении железа в почве значительна. Можно видеть в толще почвы зоны (пласты) оруднения (металлические слои), которые легко извлечь в виде небольших пластин. В этих процессах роль Seliberia несомненна.

Наряду с изученным Т. В. Аристовской типовым видом Seliberia stellata в некоторых южных почвах встречаются подобные организмы, представляющие собой очень длинные клетки. мелко извитые (рис. 31).

На примере изложенного материала читатель легко может заключить, что проблемы систематики бактерий являются одними из наиболее сложных. Так, например, представители рода Seliberia морфологически подобны как типичным неспорообразующим перитрихам, так и проактиномицетам (ветвление). Являясь гетеротрофами, они обладают уникальными особенностями физиологии (экономный обмен веществ). Несомненно, они занимают особое положение среди неспорообразующих бактерий.

СЕМЕЙСТВО СПИРИЛЛЫ (SPIRILLACEAE)

Представители семейства Spirillaceae имеют форму изогнутых или спиральных клеток, характеризующихся жесткой несгибаемой структурой. Почти все представители семейства близ-

ки по многим свойствам к псевдомонадам. Виды этого семейства весьма многочисленны. Среди родов, принадлежащих к этому семейству, наибольшую роль в природе и производстве имеют Vibrio, Cellvibrio, Selenomonas, Microcyclus и др.

Род вибрио (Vibrio). Свое название эти микробы получили за их способность к быстрым колебательным движениям (от лат. «vibrare» — колебаться). Вибрионы имеют форму коротких, изогнутых в виде запятой палочек. После деления они часто остаются сцепленными концами, образуя спирали. Это — неспорообразующие грамотрицательные бактерии с полярно расположенным жгутиком, типичные гетеротрофы. Они не способны расщеплять клетчатку. Многие используют фенолы и другие циклические соединения. Длина отдельных вибрионов редко превышает 10 *мкм*, а их диаметр от 1 до 1,5 *мкм*. Некоторые из них — строгие анаэробы, другие — облигатные аэробы или факультативные анаэробы (растущие в присутствии кислорода и при пониженной концентрации его). В основном это сапрофиты, широко распространенные в загрязненных реках и озерах нашей планеты.

Все же среди представителей этого рода существует несколько видов, патогенных для человека и животных. Сюда относится прежде всего возбудитель холеры (Vibrio comma), выделенный в 1886 г. Р. Кохом из испражнений больных животных. Он может долгое время сохраняться в воде загрязненных рек и озер. Другие виды, вызывающие заболевания людей,— Vibrio proteus и Vibrio El Tor — также опасны. Дорогой ценой оплатило человечество за коварный характер этих вибрионов. Во многих странах Европы можно увидеть много обелисков, посвященных избавлению от холерных эпидемий — естественному затуханию эпидемий, свирепствовавших в течение нескольких лет подряд. Миллионы человеческих жизней были унесены этой мелкой неспорообразующей бактерией. Неописуем ужас людей средневековья перед надвигавшейся на них неизбежной смертью. В настоящее время холера практически побеждена, а в случае заболеваний успешно лечится, в чем большую роль играют антибиотики.

Род селеномонас (Selenomonas). Представители этого рода являются очень строгими анаэробами. Они обитают в рубце (отделе желудка) жвачных животных (коров, оленей и др.). Морфологически селеномонады представляют собой мелкие вибрионы (длина клетки 2 *мкм*), снабженные пучком жгутиков, расположенных латерально на вогнутой части клетки. Это типичные неспорообразующие грамотрицательные гетеротрофные бактерии, участвующие в переработке пищи в желудке животного. Их выделение в чистую культуру связано с большими трудностями, так как селеномонады погибают на воздухе в течение нескольких секунд. Культивирование селеномонад проводится в атмосфере углекислоты, очищенной от следов кислорода.

Род целлвибрио (Cellvibrio). Бактерии. принадлежащие к этому и другим близким родам, чрезвычайно широко распространены в природе. Это грамотрицательные неспорообразующие вибрионы с длиной клетки до 2 *мкм*. Типичные гетеротрофы, расщепляющие целлюлозу в растительных остатках, систематически поступающую в почву с растительным опадом. Многие из них способны разлагать парафин и циклические соединения. В лабораторных условиях успешно культивируются на фильтровальной бумаге, наложенной на питательную среду в аэробных условиях. Роль этой группы микроорганизмов исключительно велика, так как они обеспечивают распад важнейшего природного вещества — целлюлозы — и перевод его в соединения, доступные для других организмов, не обладающих ферментным аппаратом, позволяющим расщеплять целлюлозу. Более того, целлюлоза является главным энергетическим материалом, поступающим в природные субстраты за счет основного процесса на нашей планете — фотосинтеза. Затем следует цепочка превращений органических веществ, заканчивающаяся их полной минерализацией. Это обеспечивает нормальный круговорот веществ в природе.

Род микроциклюс (Microcyclus). К этому роду принадлежат грамотрицательные неспорообразующие бактерии, форма клеток которых напоминает кольца (рис. 32). Обычно размеры клеток невелики (1 *мкм*), но во время роста клетки образуют замкнутые кольца, диаметр которых 2—3 *мкм*. Один из недавно описанных представителей этого рода — Microcyclus major (Б. В. Громов, 1963) — характеризуется более толстыми клетками (1—2 *мкм*) и большим диаметром колец (5—10 *мкм*). Организмы из рода Microcyclus и родственного рода Spirosoma неподвижны, жгутики отсутствуют, но у Microcyclus major при развитии на почвенных средах (агаризованная почва) образуется пучок фимбрий (см. выше), с помощью которых клетки объединяются в звездообразные скопления (розетки), подобно бактериям из рода Seliberia.

Являясь гетеротрофами, бактерии из рода Microcyclus и в первую очередь Microcyclus major сильно меняют морфологию своих клеток на богатых средах, где главным действующим фактором являются многие аминокислоты в низкой концентрации (0,02% и меньше). При этом возникают патологические формы клеток:

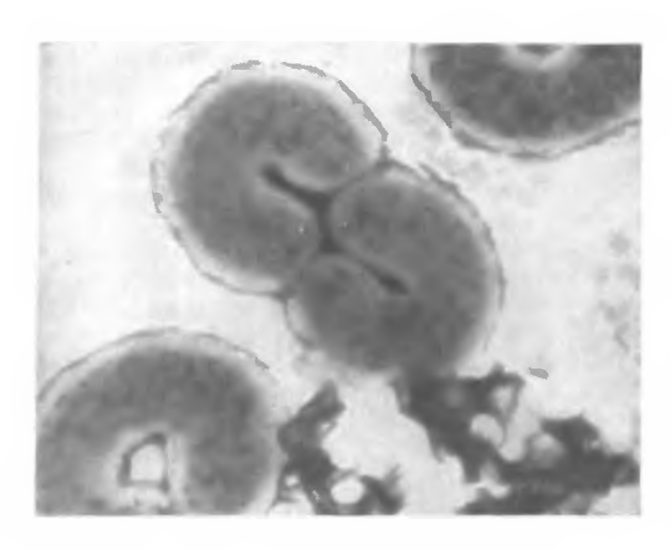


Рис. 32. Тороидальные клетки Microcyclus flavus. Электронная микрофотография. Увел. × 25000.

гигантские нити, многократно ветвящиеся клетки, большие шары (сферопласты и протопласты, лишенные клеточной стенки), нитевидные фрагменты со вздутиями, неотличимые от микоплазм (см. стр. 321). По истечении небольшого времени инволюционные формы отмирают. Это значит, что бактерии из рода Microcyclus являются довольно типичными олиготрофами, страдающими от избытка пищи. В основе влияния аминокислот на микробы лежит нарушение синтеза клеточной стенки, что ведет

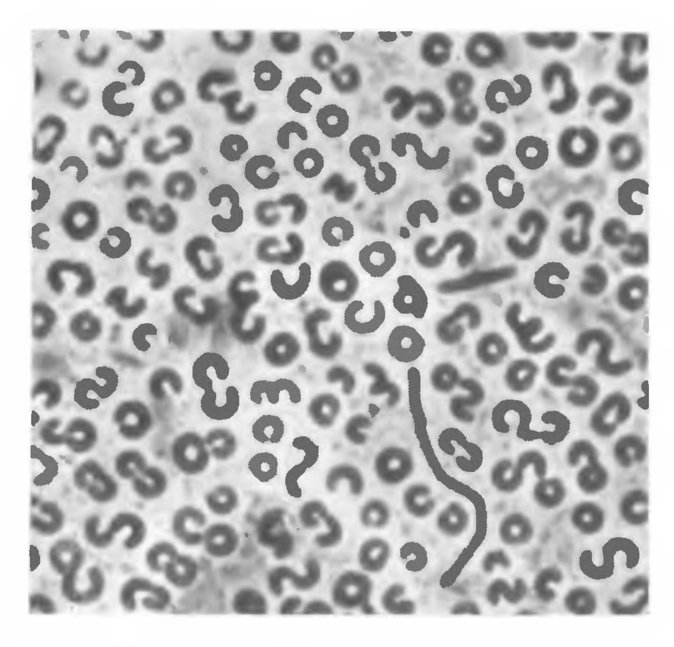


Рис. 33. Тороидальные клетки Spirosoma sp. Фазово-контрастный микроскоп. Увел. × 1600.

к возникновению такого обилия уродливых форм и последующей гибели клеток.

Род спиросома (Spirosoma). Впервые этот род был описан еще в 1894 г., где были объединены описанные ранее (1875 и 1887 гг.) вибрионоподобные организмы. В дальнейшем культуры были потеряны, а род практически забыт, но в 1968 г. вновь обнаружены формы бактерий, напоминающие спиросомы.

Бактерии, относящиеся к этому роду, близки по морфологии к представителям рода Microcyclus. Клетки этих бактерий образуют замкнутые кольца (рис. 33). Разделившиеся клетки, оставаясь вместе, накладываются друг на друга и формируют длинные спирали, число витков в которых от 20—30 до 100. Отдельные клетки невелики (толщина — 0,6—1 *мкм*, длина — 3,5 *мкм*), но длина спирали достигает 40—50 *мкм*. Этот организм также характеризуется полиморфизмом.

Наряду с нормальными клетками на богатых средах встречаются очень длинные нити (более 50 *мкм*), сферопласты (клетки, частично потерявшие клеточную стенку).

Все представители рода Spirosoma являются типичными сапрофитами, обитателями воды и ила пресных водоемов, реже встречаются в почвах.

Род ренобактер (Renobacter). Этот род был введен недавно (Д. И. Никитин, 1970). Описан типовой вид Renobacter vacuolatum (от лат. «ren» — почка). Бобовидная клетка этой бактерии напоминает человеческую почку (табл. 31). Размеры клеток невелики (длина — 1,6—1,8 *мкм*, диаметр — 0,7—1,0 *мкм*). Организмы не имеют жгутиков, капсул и спор и являются типичными грамотрицательными бактериями. Характерная особенность этой бактерии — наличие внутри клетки 40—60 газовых вакуолей цилиндрической формы. Отдельные газовые вакуоли окружены тонкими однослойными мембранами и могут заполняться газом (по-видимому, азотом) либо смыкаться. В зависимости от числа раскрытых вакуолей клетки в водной суспензии могут оседать на дно сосуда либо находиться стабильно во взвешенном состоянии и даже плавать в виде пленки на поверхности жидкости. Это дает основание предположить, что у бактерий, лишенных способности к активному движению, выработался принципиально иной механизм перемещения в жидких средах (в том числе в капиллярах, заполненных почвенным раствором). Регулируя число заполненных газом вакуолей, эти организмы при небольших затратах энергии могут перемещаться в зону оптимальных концентраций питательных веществ или уходить от неблагоприятных воздействий среды. Поэтому вполне естественным оказывается распространение Re-

nobacter в почвах с сильным увлажнением, в поймах рек, иле и воде пресных водоемов.

Являясь гетеротрофом, Renobacter vacuolatum на богатых лабораторных средах при избытке белков и аминокислот образует патологически измененные (больные) клетки. Это свидетельствует о том, что Renobacter относится к экологической группе олиготрофов, т. е. организмов, способных развиваться при низких концентрациях пищи. Ее избыток ведет к патологии и гибели клеток.

Помимо организмов, которых можно более или менее четко отнести к какой-либо таксономической группе, в природных субстратах встречаются новые, неизвестные еще организмы. Такими являются тонкие червеобразные клетки с загнутыми, как правило, очень тонкими концами (рис. 34). Если диаметр клетки этой бактерии равен 0,3—0,5 *мкм*, то толщина ее концов не превышает 0,07 *мкм*, и они не могут быть рассмотрены в световом микроскопе. Мир микробов нашей планеты продолжает удивлять и озадачивать нас.

Род спириллум (Spirillum). Если не считать одной самой мелкой спириллы, то к этому роду относятся лишь безвредные для человека сапрофиты—«мусорщики»,соседствующие вместе с вибрионами в тихой заводи стоячих и загрязненных вод (рис. 35) и в гниющих остатках растительного и животного происхождения.

Большинство спирилл относительно крупные (5—40 *мкм* в длину и 0,5—3,0 *мкм* в диаметре). Они изогнуты и образуют спираль из нескольких оборотов. Подвижность спирилл обеспечивается одним или пучком жгутиков, прикрепленных к одному или к обоим полюсам клетки. Наиболее мелкий представитель рода — Spirillum minus — патогенен, наиболее крупный — Spirillum volutans — типичный сапрофит.

Новые организмы. Как неоднократно отмечалось, состязание систематики микроорганизмов со все новыми загадками природы продолжается непрерывно. Предъявленный недавно для опознания объект — грамотрицательная неспорообразующая бактерия с клеткой шестиугольной формы (рис. 36) — не может быть отнесен ни к одному из существующих таксонов (группы классификации) и отнесен сам к себе, оставаясь единственным представителем данной группы. Эта группа получила случайное название — Stella (звезда).

СЕМЕЙСТВО БАЦИЛЛЫ (BACILLACEAE)

Палочковидные анаэробные и аэробные бактерии, способные образовывать термоустойчивые споры эндогенным путем (внутриклеточно), относятся к семейству Bacillaceae. Спорообра-

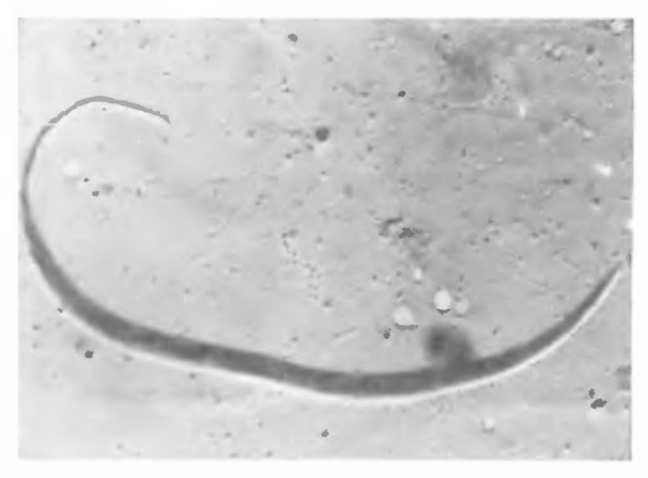


Рис. 34. Червеобразная клетка со сверхтонкими концами неизвестной неспороносной бактерии, обитающей в иле пресного озера в Подмосковье. Увел. ×25000.

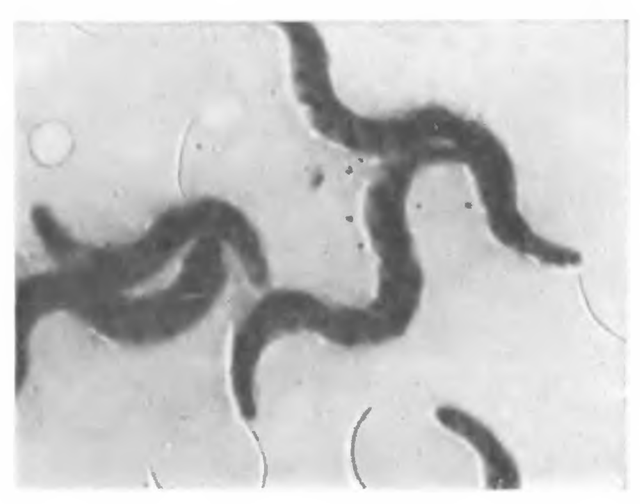


Рис. 35. Клетки крупных спирилл — обитателей пресных водоемов. Увел. × 20000.

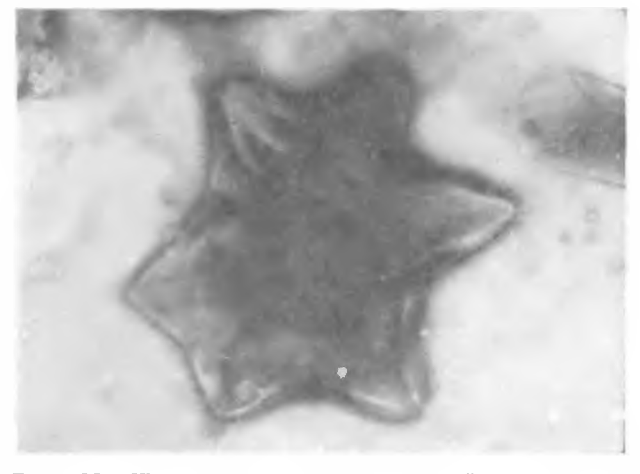


Рис. 36. Шестиугольная клетка новой грамотрицательной бактерии, встречающейся в илах и торфах. Увел. × 30000.

зующие бактерии этого семейства разделяются на 3 рода: клостридиум (Clostridium), десульфотомакулум (Desulfotomaculum) и бациллюс (Bacillus).

АНАЭРОБНЫЕ СПОРООБРАЗУЮЩИЕ БАКТЕРИИ. РОДЫ КЛОСТРИДИУМ (CLOSTRIDIUM) И ДЕСУЛЬФОТОМАКУЛУМ (DESULFOTOMACULUM)

Анаэробные микроорганизмы были открыты великим французским ученым Луи Пастером в 1861 году. В то время открытие анаэробов было ошеломляющим для ученых-биологов, полагавших, что жизнь невозможна без дыхания и использования кислорода. Утверждение о существовании анаэробных организмов показалось настолько фантастичным современникам Пастера, что они выступили против него с резкими возражениями. Это свидетельствует о том, насколько смелой, новой была для биологов XIX в. идея о существовании организмов, не нуждающихся для развития в молекулярном кислороде.

После этого события коренным образом изменились представления о разнообразии организации живых существ и энергетических основах жизни. Последующие исследования многих микробиологов показали, что самые различные природные среды, в том числе полностью лишенные молекулярного кислорода, населены множеством микроскопических организмов, принимающих самое активное участие в круговороте веществ на Земле. Кроме того, было обнаружено, что анаэробы могут быть возбудителями ряда опасных инфекционных заболеваний человека и животных. Глубокое изучение обмена веществ анаэробов позволило использовать их в промышленности как продуцентов ряда ценных для народного хозяйства соединений.

Первой анаэробной бактерией, открытой Луи Пастером, была клостридиум бутирикум (Clostridium butyricum) — спороносная палочка, вызывающая маслянокислое брожение углеводов. В дальнейшем оказалось, что спорообразующие анаэробы — не какие-нибудь редко встречающиеся диковинки, а очень широко распространенные по всей поверхности Земли организмы. Вместе с неспороносными формами они составляют большой и удивительно интересный мир анаэробных микроорганизмов, обнимающий почти всю область микробиологии с ее биохимическим и морфологическим разнообразием бактерий. Действительно, анаэробы встречаются почти среди всех известных крупных систематических групп спорообразующих и неспорообразующих форм эубактерий, кокков, хламидобактерий, микобактерий и актиномицетов, вибрионов, спирилл и спирохет. В последнем определителе (1967) французского ученого А. Р. Прево описано до 48 родов анаэробов, входящих в самые различные семейства, порядки и классы бактерий и актиномицетов.

В данной главе рассказано о спорообразующих анаэробных бактериях, и только об облигатных, т. е. таких организмах, которые не способны развиваться в аэробных условиях, в отличие от факультативных, способных жить как за счет дыхания, используя молекулярный кислород, так и за счет «нитратного дыхания» либо брожения различных органических веществ в анаэробных условиях. Необходимо отметить, что анаэробные спороносные бактерии хуже изучены, чем аэробные, из-за значительных трудностей, с которыми встречаются исследователи при выделении и культивировании анаэробов.

Главным условием для проведения точных экспериментов по физиологии, биохимии, цитологии и генетике микроорганизмов является выделение чистых культур. Получить чистую культуру анаэробов очень сложно. В последнее время были созданы специальные приборы — анаэростаты, в которых микроорганизмы можно культивировать на плотных питательных средах в атмосфере, почти полностью лишенной кислорода. Но и при использовании современных приборов и средств выделение и инкубирование чистых культур с высокой степенью анаэробности является крайне трудным делом. Поэтому, вероятно, подавляющее большинство, например, сульфатредуцирующих, целлюлозолитических и других спороносных анаэробов остаются до сих пор неизвестными. По существу, из этих физиологических групп, широко распространенных в природе, в лабораториях получены лишь единичные культуры.

Колонии анаэробов на агаризованных средах могут иметь самую различную форму, величину и окраску. На рисунке 37 показаны колонии одной из культур анаэробных бактерий — Clostridium sporopenitum. Так выглядят колонии под лупой. А в микроскопе при большом увеличении видно, что колонии состоят из скоплений громадного количества палочковидных клеток бактерий (рис. 38). Вся колония не поместилась в поле зрения, и виден только ее волнистый край. «Штабеля» клеток как бы текут, расползаясь по поверхности питательной среды.

Строение клеток спорообразующих анаэробных бактерий

Все анаэробы, образующие споры, имеют довольно крупные палочковидные клетки с закругленными, заостренными, а иногда как бы обрубленными концами. Величина их варьирует в среднем от 2—3 до 7—8 *мкм* в длину и

0,4—1 *мкм* в толщину. Среди спорообразующих анаэробов встречаются и гиганты (рис. 39, 40), вегетативные клетки которых достигают 15—30 *мкм* в длину и 1,5—2,5 *мкм* в толщину. Такие крупные анаэробы часто встречаются в различных природных субстратах, но выделить и вырастить их в лаборатории чрезвычайно трудно. Одну из таких бактерий удалось получить в чистой культуре сотрудникам кафедры биологии почв Московского университета. Эта культура явилась превосходным объектом для цитологических наблюдений, т. е. изучения тонкого строения клеток в процессе их роста, деления и спорообразования.

Другие, еще более крупные двуспоровые анаэробы, обитающие в кишечнике головастиков, до сих пор не удалось получить в лабораторных условиях ни в виде чистых, ни в накопительных культурах.

Вегетативные клетки у большинства видов анаэробов прямые, у меньшей части изогнутые в виде запятой или даже свернутые в калачики — тороиды (рис. 41). У одних видов клетки располагаются поодиночно, у других соединены в цепочки. Подвижные спорообразующие анаэробы обладают многочисленными перитрихиально (по всей клетке) расположенными жгутиками. Но имеются и неподвижные виды, лишенные жгутиков.

Капсулы вокруг клеток (рис. 42) имеются у некоторых патогенных (болезнетворных) и сапрофитных анаэробов. Вещество капсул состоит из выделяемых клетками специфических полисахаридов. Размер капсул часто в 2—3 раза превышает диаметр вегетативных клеток.

Клеточные стенки. У анаэробных спороносных бактерий состав и строение клеточной стенки в основном такие же, как и у других грамположительных бактерий. При изучении под электронным микроскопом сверхтонких срезов клеток видно, что клеточные стенки представляют собой самый внешний слой клетки, состоящий из гранулярного и фибриллярного материала (рис. 43).

По толщине клеточные стенки варьируют у разных видов от 200—300 Å до 300—400 Å. Чаще всего у спорообразующих анаэробов они однослойные, но встречаются виды, у которых стенки разделены на несколько чередующихся светлых (прозрачных) и темных (электронноплотных) слоев. Самый верхний слой стенки у некоторых плектридиальных форм имеет упорядоченную кристаллоподобную структуру и состоит из очень мелких субъединиц, расположенных в «шахматном порядке» (рис. 44).

Мембранные системы клеток анаэробов имеют строение, аналогичное описанному в главе «Строение и химический состав бактериальной клетки». У анаэробов, как и у аэробов,

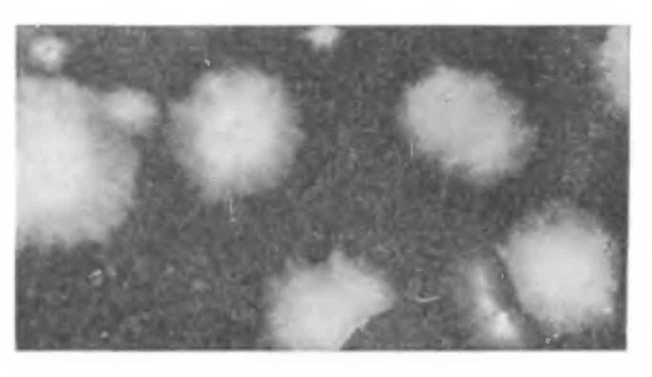


Рис. 37. Колонии Cl. sporopenitum. На темном фоне среды они имеют вид белых платочков с изрезанными краями и муаровой поверхностью. Увел. × 4.

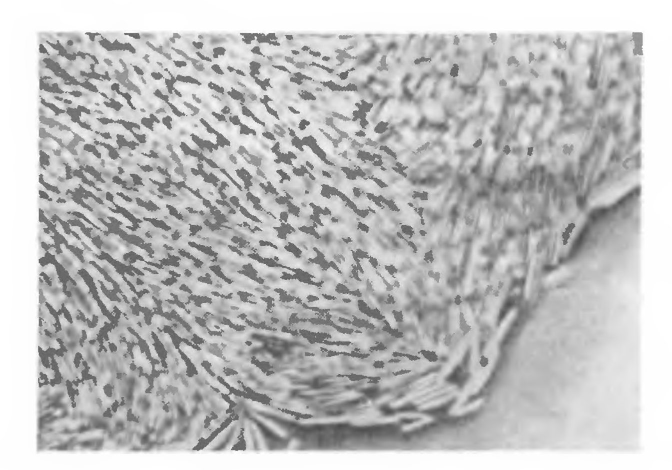


Рис. 38. Край колонии Cl. sporopenitum под микроскопом. Видны скопления клеток в виде «штабелей». Палочковидные клетки расположены радиально: длинной осью они направлены к центру колонии. Увел. × 300.

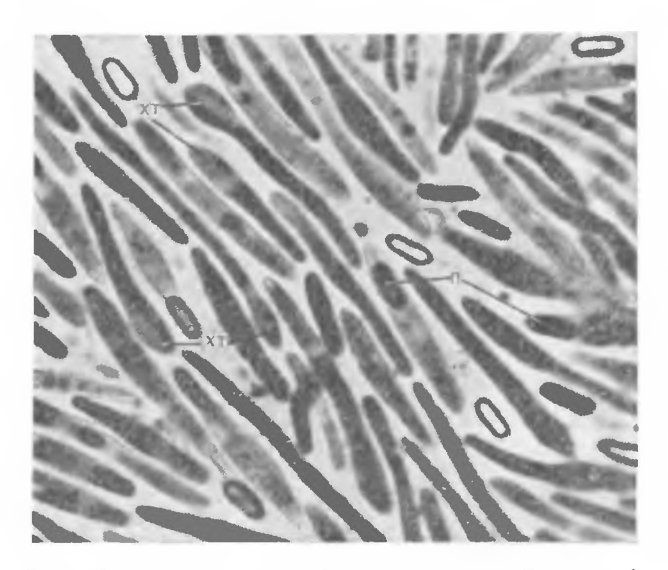


Рис. 39. Живые клетки Cl. sporopenitum. Видно образование хроматиновых тяжей и проспор. ХТ — хроматиновые тяжи, П — проспоры. Увел. × 2000.



Рис. 40. Созревание спор у Cl. sporopenitum. Форма спор цилиндрическая. Увел. × 3200.

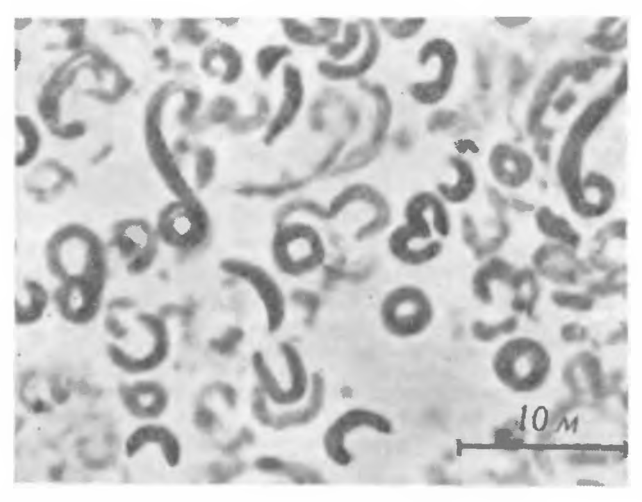


Рис. 41. Вегетативные клетки в виде вибрионов, тороидов и спирилл у Desulfotomaculum sp. (сульфатредуцирующая бактерия). Увел. × 2100.

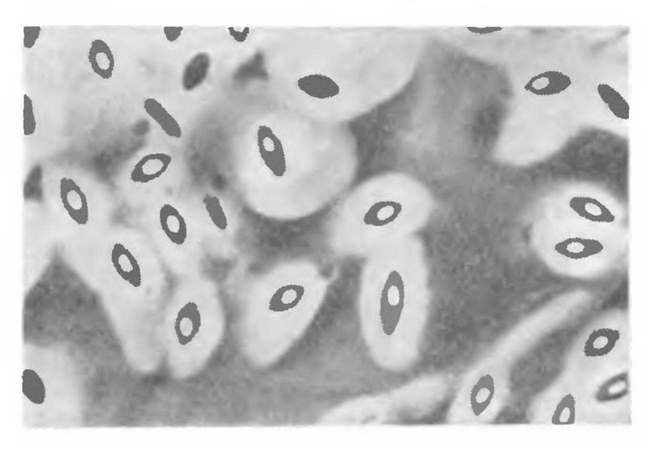


Рис. 42. Капсулы вокруг клеток Clostridium. Увел. × 2200.

мезосомы (разрастания мембраны внутрь клетки) связаны с ДНК, участвуя, очевидно, в делении нуклеоида (аналога ядра). При спорообразовании мезосомы участвуют в образовании септы (поперечная перегородка) (табл. 32 и 33).

Ядро. Анаэробы, как и другие бактерии, лишены настоящего ядра, окруженного мембраной и обладающего набором хромосом, ядрышком и ядерным соком. Вместо этого имеется аналог ядра — нуклеоид. Часто нуклеоид называют просто ДНК-содержащей плазмой (рис. 43).

Цитоплазма анаэробов имеет состав и строение, аналогичное цитоплазме аэробов. В цитоплазме некоторых анаэробов содержатся включения запасного питательного вещества гранулезы — крахмалоподобного полисахарида. При окраске йодом в растворе Люголя гранулеза приобретает синеватую или буро-коричневую окраску. На ультратонких срезах это вещество можно увидеть в форме светлых шаровидных включений (рис. 45). Липидные тельца (капли поли-β-оксимасляной кислоты) в цитоплазме облигатных анаэробов встречаются редко.

Спорообразование у анаэробных бактерий

Споры представляют собой специфическим образом устроенные покоящиеся зародышевые клетки, выдерживающие влияние высокой температуры, радиации, вакуума, различного рода токсических веществ и других неблагоприятных факторов, приводящих к гибели вегетативные клетки.

Секрет их необычной устойчивости давно интригует ученых, и в последние годы во многих странах развернулись интенсивные исследования процесса спорообразования.

Бактериальные споры образуются э н д о г е н н о, т. е. внутри материнских вегетативных клеток. Что заставляет бактерии перейти от вегетативного размножения к спорообразованию? Формирование спор наступает на определенной стадии развития в тот момент, когда в среде исчерпываются пищевые ресурсы (прежде всего источники углерода и азота) и происходит накопление токсичных продуктов обмена веществ. Каков же конкретный пусковой механизм, включающий процесс спорообразования? На этот вопрос ответа пока нет.

Основное назначение спорообразования — перевести культуру в покоящееся (анабиотическое) состояние. Действительно, у зрелых спор обмен веществ находится на крайне низком уровне. Это позволяет бактериям сохраниться при неблагоприятных условиях среды, а при изменении условий в благоприятную сторону снова перейти к вегетативному росту. Для

анаэробов (особенно почвенных) крайне важно также, что споры не чувствительны к кислороду. Это позволяет им выжить в аэробных условиях, губительно действующих на вегетативные клетки. Способность бактерий образовывать споры позволяет им оставаться жизнеспособными в течение десятков и сотен лет. Жизнеспособные споры были выделены из египетских мумий, трупов мамонтов и других объектов, где они провели века и тысячелетия.

Таким образом, споры служат целям сохранения вида.

Цитология спорообразования. Молодые интенсивно делящиеся клетки анаэробов содержат нуклеоиды в виде гантелек, или V-образных фигур (рис. 46). Перед спорообразованием деление клеток прекращается, они резко увеличиваются в размерах. В это время происходит накопление большого количества запасного питательного вещества — гранулезы,— откладывающегося в виде гранул, из-за чего цитоплазма становится зернистой, а сами клетки раздуваются, принимая вид лимона (клостридии) (рис. 47—49) либо барабанной палочки (плектридии) (рис. 50, 51). Лишь у части протеолитических анаэробов клетки не меняют своего первоначального вида, сохраняя обычную палочковидную (бациллярную) форму (рис. 52).

Первым признаком наступления спорообразования является изменение морфологии нуклеоидов, принимающих вид шаровидных телец. Далее несколько нуклеоидов сближаются на одном из полюсов клетки, сливаются и образуют продольно расположенный извитый хроматиновый (ядерный) тяж (рис. 53, 54 и схема 1 на табл. 32).

Зона цитоплазмы, в которой расположен ядерный тяж, превращается далее в п р о с п о р у. У бактерий с мелкими клетками перед спорообразованием имеются обычно 2 отдельных нуклеоида, которые сливаются с образованием осевой хроматиновой нити. Впоследствии только часть этой нити переходит в спору. Третий тип поведения ядра встречается у многих сахаролитических анаэробов. Ядерное вещество у них имеет вид хроматиновой сеточки, расположенной по всей цитоплазме. Часть этой сеточки стягивается на одном из полюсов клетки с образованием тяжа — центра формирующейся проспоры. С помощью обычного микроскопа можно выделить три стадии формирования споры. Первая — возникновение на одном из полюсов клетки спорогенной зоны, в которой хорошо заметно ядерное вещество в виде светлых палочек (рис. 39). Вторая — спорогенная зона превращается в темную (оптически плотную) овальной формы проспору с четко выраженными

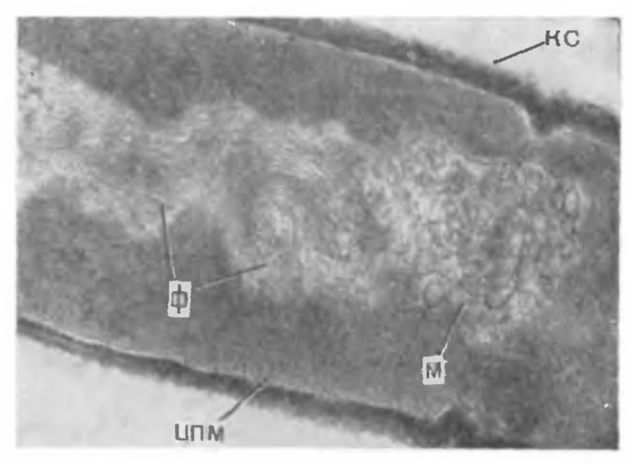


Рис. 43. Ультратонкий срез клеток Clostridium penicillum. Видны клеточная стенка (КС), нуклеоид со спирально закрученными фибриллами ДНК(Ф), связанные с нуклеоидом мезосомы (М), и цитоплазматическая мембрана (ЦПМ).



Рис. 44. Ультраструктура клеточной стенки у Clostridium sp. Увел. × 45 000.

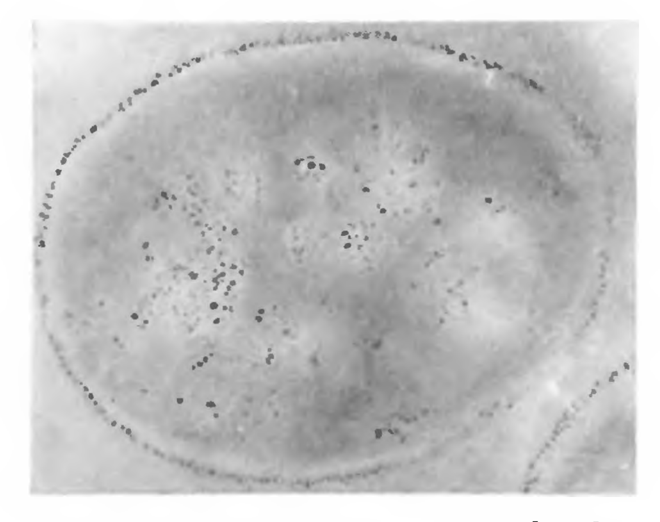


Рис. 45. Включения гранулезы в клетках Clostridium taeniosporum. «Окраска» полисахаридов серебром. Отложения зерен серебра видны в светлых шаровидных включениях и в клеточной стенке. Увел. × 45 000.

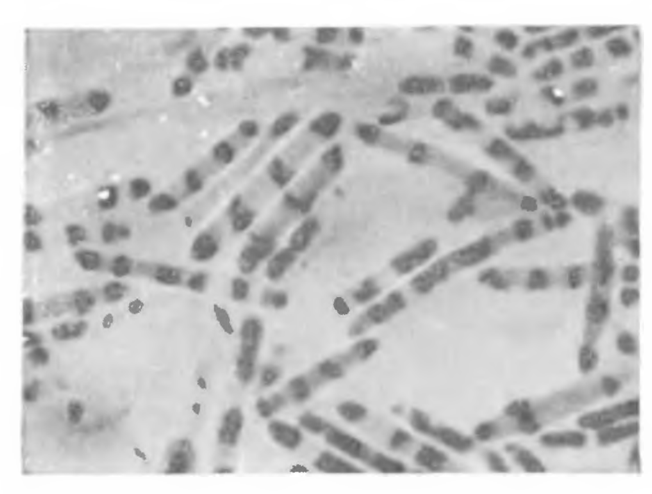


Рис. 46. Молодые, интенсивно делящиеся клетки Clostridium sporopenitum. Видны делящиеся нуклеоиды. Окраска ядерного вещества по методу Романовского — Гимза. Увел. × 3500.

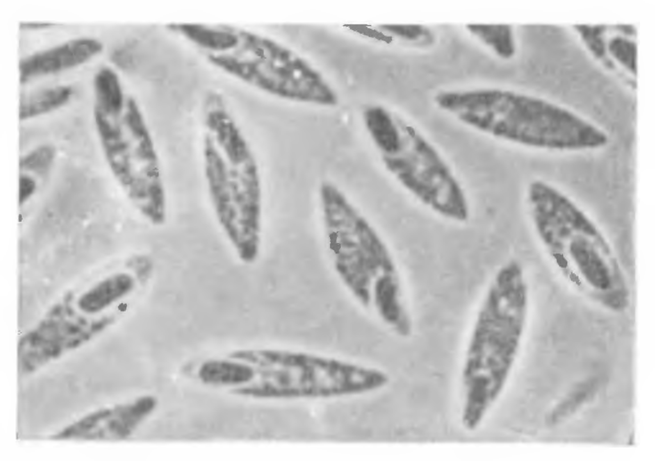


Рис. 47. Клостридиальная форма клеток Clostridium butyricum. Увел. × 3500.

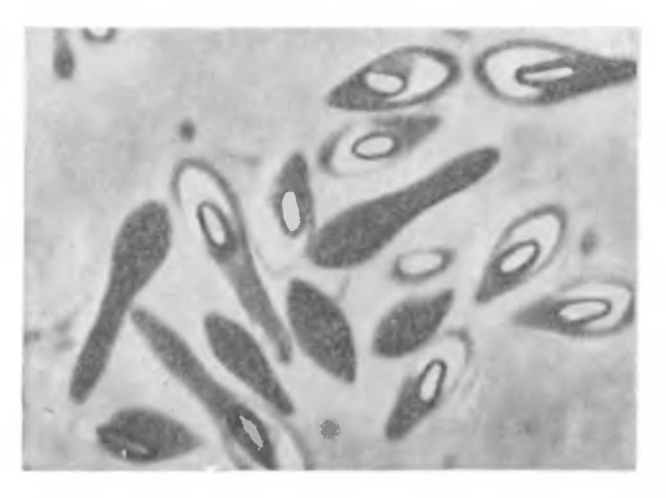


Рис. 48. Клостридиальная форма клеток. Споры снабжены светлыми конусовидными колпачками. Clostridium species, шт. 1. Увел. × 3500.

контурами. В проспорах ядерное вещество уже не выявляется без применения специальных методов (окрашивание). Третья — проспоры постепенно светлеют, приобретая способность сильно преломлять свет, и теряют способность окрашиваться красителями. Созревшие споры выглядят светлыми, резко преломляющими свет тельцами, обладающими мощной оболочкой (рис. 40). Форма зрелых спор может быть различной у разных видов анаэробов: сферическая, овальная, яйцевидная, цилиндрическая.

В люминесцентном микроскопе при окраске акридиновым оранжевым (люминесцирующий краситель) наблюдается многокрасочное изображение. Вегетативные клетки светятся (люминесцируют) слабым зеленоватым светом. Их ядра ярко люминесцируют зеленым светом (табл. 32, схема 1). Ядерные тяжи в спорогенной зоне сначала зеленые, затем окружаются веществом с красной флюоресценцией. Далее флюоресцирующая красная зона принимает овальную форму, а хроматиновый, расположенный в центре тяж светится желтым светом. При созревании спора резко меняет цвет и начинает светиться ярким зеленым светом. У зрелых спор с хорошо выраженным кортексом (корой) сердцевина споры темная, зеленым светится только оболочка. Меняется также и цвет цитоплазмы материнской клетки (спорангия). Сначала она слабо-зеленого цвета, затем, с момента оформления проспоры, начинает светиться оранжевым светом.

Хроматиновое вещество сначала выглядит в виде компактных шаровидных гранул, а при созревании проспоры заметно разрушение нуклеоидов.

Биологическое значение слияния ядерного вещества перед спорообразованием остается неясным. Слияние хроматина наблюдается и у неспорулирующих вегетативных клеток под влиянием антибиотиков, низкой температуры, высоких концентраций солей и т. д. Во всех этих случаях, как и при спорообразовании, происходит остановка или резкое снижение синтеза ДНК. Отсюда некоторые исследователи делают вывод об отсутствии специфического значения слияния ядерного вещества перед спорообразованием. Другие авторы считают, что подобное поведение ядра имеет определенный генетический смысл. Интересно, что не только цитологические, но и химические анализы также свидетельствуют о необычном поведении ДНК при спорообразовании. Например, в спорах анаэробов нуклеотидный состав ДНК смещается по сравнению с ДНК вегетативных клеток в сторону ГЦ-типа (ДНК в спорах более «богата» такими основаниями, как гуанин и цитозин). Для спорообразующих

аэробов, кроме того, показано, что около 40% высокополимерной ДНК перед спорообразованием выделяется из клеток в среду (редукция части хроматина).

Электронная микроскопия с ее высокой разрешающей способностью открывает много новых деталей процесса спорообразования. Нужно иметь в виду, что принципы формирования изображения в электронном и обычном световом микроскопе значительно отличаются: в обычном используется видимый свет (фотоны), а в электронном — поток отрицательно заряженных частиц — электронов.

Эти различия необходимо учитывать, чтобы правильно оценивать электронно-микроскопические снимки. В обычном микроскопе изображение создается главным образом за счет различий в степени поглощения света разными участками исследуемого объекта, в электронном — в основном за счет рассеяния объектом электронов. Проходя через объект, электроны сталкиваются с атомными ядрами, рассеиваются и задерживаются. Только та часть электронов, которая беспрепятственно пройдет через объект и попадет на флюоресцирующую пластинку (экран микроскопа), сможет создать изображение. Те места на экране, куда попадут электроны, будут светиться. То есть участки клеток, сильно рассеивающие электроны, будут выглядеть на экране темными, а участки, слабо рассеивающие электроны,— светлыми.

Биологические объекты (клетки) состоят из веществ, построенных главным образом из легких элементов (C, N, O, H, P, S и др.), поэтому их изображение в электронном микроскопе слабо контрастно — в клетках можно увидеть очень мало структурных деталей. При использовании светового микроскопа это затруднение преодолевается при помощи окрашивания (контрастирования) объектов различными красителями. В электронном микроскопе изображение одноцветное. Чтобы сделать изображение более контрастным, клетки обрабатывают солями тяжелых металлов (свинца, ртути, хрома, урана, вольфрама). Так как атомы тяжелых металлов очень сильно рассеивают электроны, то структуры клетки, поглотившие эти металлы, будут выглядеть темными и контрастными. Соли тяжелых металлов или их окислы принято теперь называть электронными красителями.

Электронную микроскопию в настоящее время нельзя рассматривать только как более утонченный морфологический метод, так как при описании электронно-микроскопических изображений цитологи неизбежно переходят с описания формы на язык химии и физической химии и пытаются объяснить на молекулярном уровне строение и функцию тех или иных

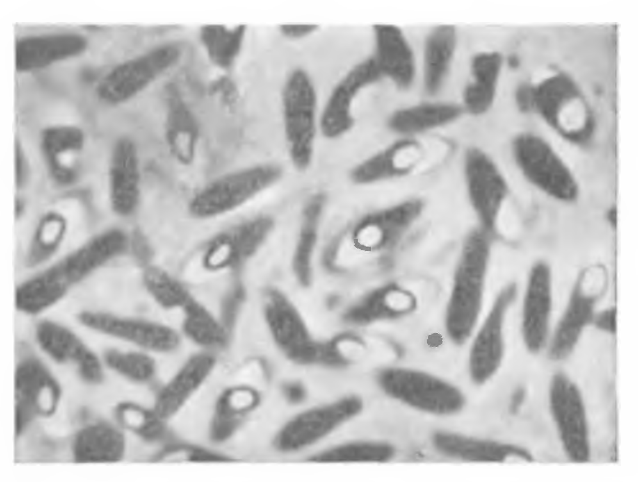


Рис. 49. Клостридиальная форма клеток при спорообразовании. Споры со светлыми конусовидными колпачками. Clostridium sp. Увел. × 3500.



Рис. 50. Плектридиальная форма клеток при спорообразовании. Споры с серповидными колпачками. Clostridium sp. Увел. × 3500.

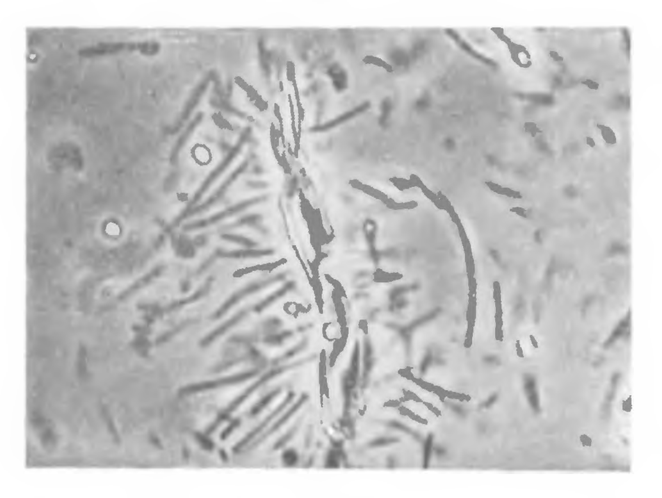


Рис. 51. Плектридии, адсорбированные на целлюлозном волокне. (Клетчаткоразрушающие бактерии.) Увел. × 3500.



Рис. 52. Бациллярный тип спорообразования у Clostridium sporopenatum. Увел. × 3500.



Рис. 53. Слияние нуклеоидов на полюсах клеток (перед спорообразованием). Clostridium sporopenitum. Увел. × 3500.



Рис. 54. Образование ядерных тяжей в процессе спорообразования. Clostridium sporopenitum. Увел. × 3500.

структур клетки. Поэтому морфология, «спустившись на субмикроскопический уровень, органически срастается с биохимией и физиологией клетки» (Г. М. Франк).

Целые клетки из-за своей большой толщины непрозрачны для пучка электронов. Поэтому, чтобы выявить внутреннюю структуру, бактериальную клетку разрезают на десятки и даже сотни отдельных ломтиков (срезов) толщиной всего 200—600 Å. Далее эти срезы просматривают в микроскопе.

Электронно-микроскопические исследования ультратонких срезов спорулирующих клеток бактерий показали, что формирование проспоры начинается с инвагинации (врастания) цитоплазматической мембраны ближе к одному из полюсов клетки (схема 2 на табл. 32). При этом мембрана продвигается к центру клетки, и полюса ее сливаются с образованием споровой перегородки (септы). В этом процессе участвуют мезосомы, которые как бы спаивают сближающиеся участки инвагинированных мембран (рис. 1 на табл. 33). Септа состоит из двух элементарных мембран. На этом заканчивается вторая стадия спорообразования (если за первую принять образование хроматинового тяжа). Эту стадию можно рассматривать как модифицированное клеточное деление, которое, как известно, также происходит благодаря инвагинации цитоплазматической мембраны и образования септы.

Следующей стадией является процесс «поглощения» материнской клеткой септированного (отсеченного) участка цитоплазмы с ядром. Этот процесс осуществляется путем роста и продвижения периферических участков мембраны материнской клетки по направлению к полюсу клетки. Затем сближающиеся участки мембраны сливаются и образуется проспора, обладающая двумя элементарными (трехслойными) мембранами — внутренней и внешней (рис. 2 на табл. 33). У одних видов проспора остается в дальнейшем у полюса клетки (терминальное расположение), у других она перемещается внутрь цитоплазмы, занимая центральное либо субтерминальное положение. Таким образом, в конце этой стадии образуется своеобразный двуклеточный организм: внутри цитоплазмы материнской клетки возникает новая клетка — проспора, окруженная, в отличие от материнской, двумя элементарными мембранами. С этого момента начинается новая необратимая фаза развития и метаболизма, заканчивающаяся созреванием споры и гибелью материнской клетки.

Интересно, что, в отличие от четвертой, вторая и частично третья стадии спорообразования обладают еще свойством обратимости. Так, если после образования септы добавить к спо-

рулирующей культуре антибиотик хлорамфеникол, то синтез белков (а значит, и рост мембраны) будет подавлен. Движение периферических участков мембраны, поглощающей отсеченный участок протопласта, будет остановлено. В результате начавшийся процесс спорообразования превратится в обычный процесс вегетативного деления клеток, и между двумя мембранами септы отложится материал клеточной стенки (рис. 55), чего не бывает при нормальном течении спорообразования. Считается, что на четвертой стадии споруляции происходит образование кортикального слоя (кортекса) между внутренней и внешней мембранами проспоры. Сначала кортекс появляется в виде тонкого темного слоя, сходного по структуре и плотности с клеточной стенкой вегетативной клетки. Затем этот слой резко увеличивается в толщине за счет образования более электронно-прозрачного (светлого) слоя (рис. 2—5 на табл. 33).

На пятой стадии закладывается о б о л о ч к а споры. Вначале вокруг проспоры на некотором расстоянии от внешней мембраны проспоры в цитоплазме материнской клетки возникают участки темного (электронно-плотного) вещества в виде чешуек. На шестой стадии отдельные листки оболочки удлиняются и, в конце концов, сливаются, образуя сплошной непрерывный плотный слой. Между этим слоем и внешней мембраной проспоры остается отсеченный слой цитоплазмы вегетативной клетки. Поверх первого слоя оболочки может закладываться еще один или два слоя. В этом случае они разделяются на внутренний, средний и внешний слои оболочки. Эти слои различаются между собой по структуре. У некоторых видов внутренний слой оболочки является пластинчатым, а внешний имеет вид плотного толстого слоя. У других видов, наоборот, пластинчатый слой может быть внешним, а более плотный слой — внутренним. Если строение сердцевины очень сходно у разных видов, то строение оболочек спор у них сильно различается как по тонкому строению, так и по количеству и толщине слоев (рис. 56).

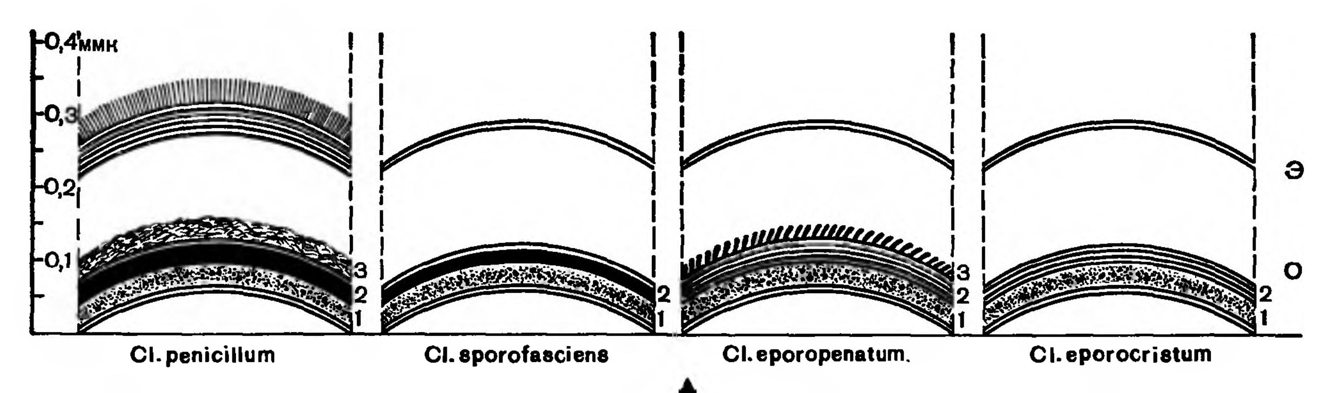
После окончательного созревания споры происходит лизис материнской вегетативной клетки — клеточная стенка разрушается, и спора выходит в среду (седьмая стадия).

У многих видов анаэробов поверх споровой оболочки обнаруживается еще одна структура — экзоспориум. Он имеет вид чехла, в котором расположена спора (рис. 57). Тонкое строение экзоспориума весьма различно у разных видов (рис. 56). Часто он очень многослоен, например у Clostridium pasteurianum, Cl. bifermentans, Cl. tyrobutyricum и др. В экзоспориуме многих видов анаэробов обнаруживаются слои с упорядоченно расположенными субъединицами. На рисунке 58 показана тонкая структура пластинчатого слоя экзоспориума. Шаровидные субъединицы в этом слое имеют гексагональную упаковку. Иногда рядом расположенные субъединицы сливаются, образуя кольцевидные структуры с порами в центре. Такие слои экзоспориума представляют собой перфорированные пленки-мембраны. Возникает экзоспориум на ранней стадии формирования споры в виде небольшого пузырька на внешней мембране проспоры. Этот пузырек разрастается, превращаясь в чехол, охватывающий спору со всех сторон.

У анаэробов этот чехол не цельный, имеет крупные поры. Иногда череэ эти поры в цитоплазму спорангия проходят трубчатые выросты споровой оболочки.

Химический состав и роль споровых структур. Сердцевина споры, окруженная слоем кортекса, представляет собой протопласт с собственной мембраной, ядром и цитоплазмой (схема 3 на табл. 32). Сердцевина у зрелых спор является покоящейся вегетативной клеткой. Она характеризуется очень низким уровнем метаболизма. Хотя в ней имеются все необходимые ферменты, их активность каким-то образом подавлена.

Кортекс (схема 3 на табл. 32) состоит из мукопептидов, весьма сходных с мукопептидами клеточных стенок. В кортексе содержится также диаминопимелиновая кислота. Внутренняя плотная часть кортекса, прилегающая к мембране сердцевины, при прорастании спор оформляется в клеточную стенку молодой вегетативной клетки. В спорах обнаруживается в довольно больших количествах дипиколиновая кислота ($C_7H_5O_4N$) — активный хелирующий агент, соединение, образующее клешневидные комплексы с металлами. Это вещество отсутствует в вегетативных клетках. Иэ спор дипиколиновая кислота выделяется в виде кальциевой и магниевой солей, играющих большую роль в термоустойчивости спор. Хорошо известно, что споры способны выдерживать высокие температуры и не погибают даже при кипячении. Имеются также доказательства того, что дипиколиновая кислота играет центральную роль в процессе перевода протопласта споры в покоящееся состояние. Но механизм этих явлений не выяснен. Предполагается, что дипиколиновая кислота локализована в кортексе, так как имеется определенная корреляция между образованием кортекса и накоплением в споре дипиколиновой кислоты и кальция. С другой стороны, при разрушении кортекса (в процессе прорастания или механическом разрушении спор) дипиколиновая кислота обязательно переходит в раствор.



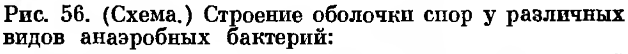


Рис. 55. Влияние хлорамфеникола (антибиотика, подавляющего синтез белка) на спорообразование. Остановка на стадии образования септы и превращение спорообразования в процесс вегетативного деления клеток. Увел. × 66 000.

Clostridium penicillum. П — проспора, ЦПМ — цитоплазматическая мембрана, КС — клеточная стенка. Увел. × 66 000.

Рис. 56. (Схема.) Строение оболочки спор у различных видов анаэробных бактерий:

Э — экзоспориум, О—оболочка споры. *1*, *2*, *3* — слои споровой оболочки.

Рис. 57. Зрелая спора Clostridium penicillum. Сердцевина выглядит бесструктурной. Видны многослойный экзоспориум и выросты на оболочке споры. Увел. × 45 000.

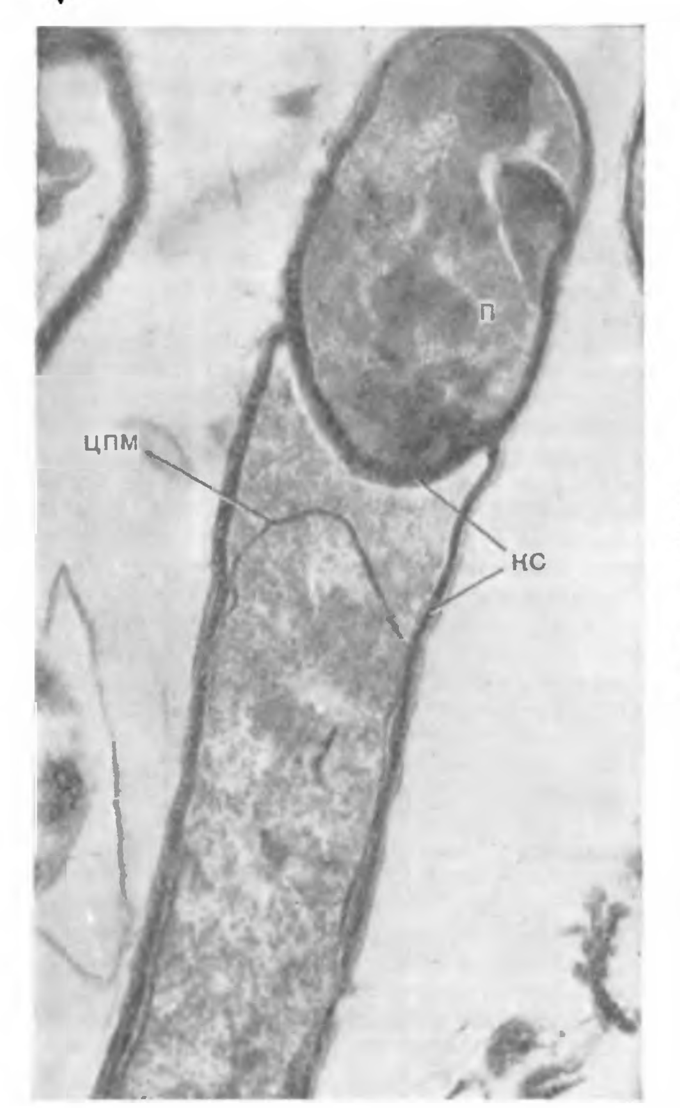
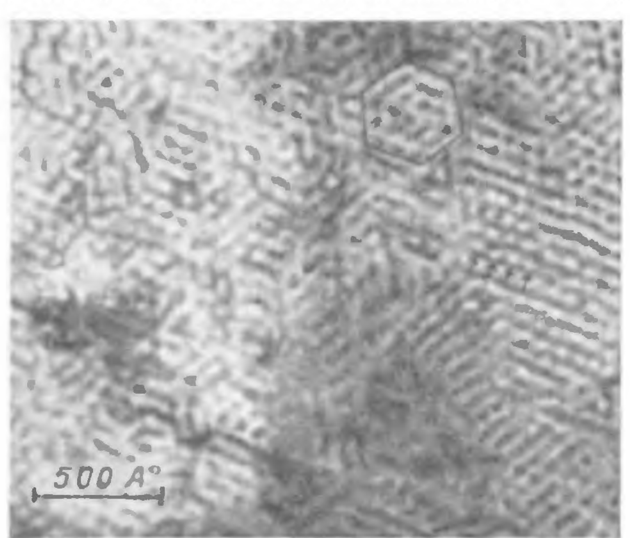




Рис. 58. Тонкая структура экзоспориума у Clostridium bifermentans. Видны отдельные светлые субъединицы и гексагональные «плитки». Увел. × 384 000.



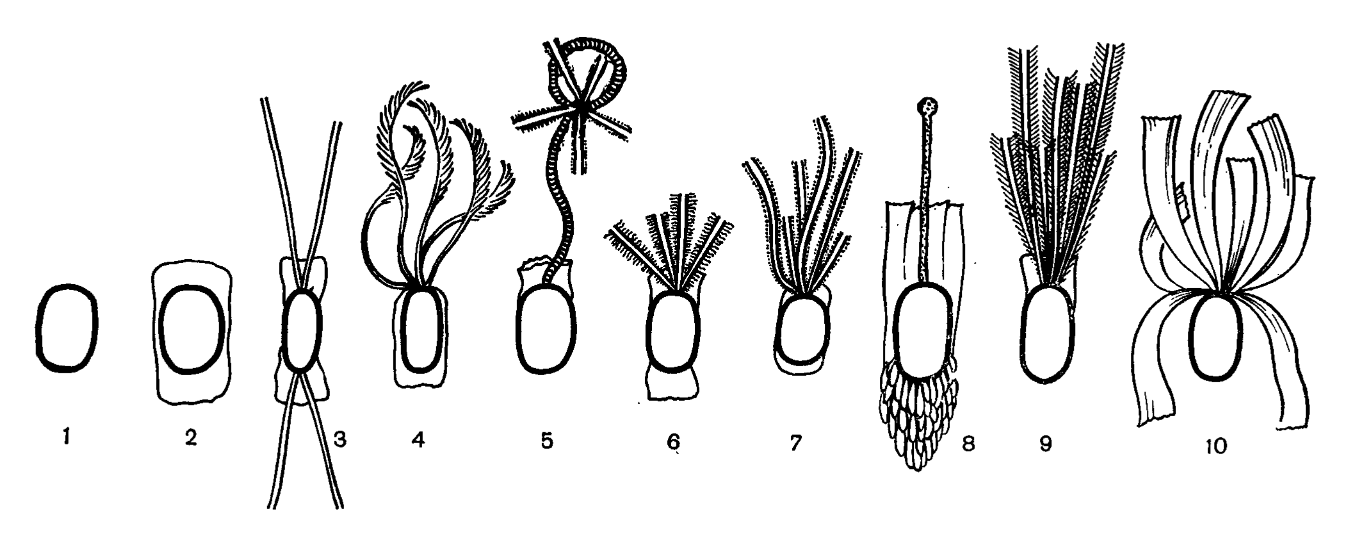


Рис. 59. Строение поверхностных структур спор некоторых анаэробных бактерий:

Споры без выростов и экзоспориума: *1* — Clostridium felsineum. Споры с экзоспориумом в виде чехла: *2* — Cl. pasteurianum. Споры с выростами различных типов и экзоспориумом: *3* — Cl. sporosetosum; *4* — Cl. sporopenatum; *5* — Cl. saprogenes; *6* — Cl. sporofasciens; *7* — Cl. sartagoformum; *8* — Cl. corinoforum; *9* — Cl. penicillum. Споры с лентовидными выростами, но без экзоспориума: *10* — Cl. taeniosporum.

Кортекс у зрелых спор, очевидно, играет защитную роль. Он предохраняет сердцевину от литических ферментов, разрушающих клетки. Это предположение подтверждается экспериментами с мутантами, у которых потеряна способность к формированию кортекса. На завершающей стадии спорообразования происходит резкое возрастание активности литических ферментов, полностью разрушающих материнскую вегетативную клетку. Лишенные кортекса споры при этом также лизируются.

Оболочка (или покровы) является уникальной структурой бактериальных спор, не встречающейся у других микроорганизмов (схема 3 на табл. 32). Она в основном состоит из белковых веществ, обогащенных цистином. Объем оболочки достигает 50% от всего объема споры. Вещество споровых оболочек не чувствительно к действию различных литических ферментов. Специфическая для каждого вида бактерий форма спор сохраняется благодаря структурной ригидности оболочек. Оболочка играет также роль защитной структуры, предохраняющей споры от преждевременного прорастания. Споры мутантных штаммов, лишенные оболочек, обычно прорастают непосредственно после выхода из спорангиев в неблагоприятной для роста среде (даже в дистиллированной воде). что приводит к гибели проросшие клетки. Однако роль оболочек спор, так же как и кортекса, остается во многом еще загадочной.

Экзоспориум представляет собой мембрановидную, часто многослойную структуру. Химический состав экзоспориума проанализирован лишь у одной аэробной культуры. О составе экзоспориума у анаэробов данных в литературе нет. Предполагается, что экзоспориум играет роль барьера, регулирующего проникновение различных веществ в спору. В этом отношении необъясненным остается тот факт, что у многих анаэробных бактерий экзоспориум не представляет собой замкнутой системы: в его полярной части, погруженной в цитоплазму материнской клетки, имеются очень крупные поры, или отверстия, диаметром до 0,5 *мкм*. Некоторые авторы предполагают, что экзоспориум участвует в формировании споровых оболочек. После механического удаления экзоспориума споры остаются нормальными, процесс прорастания у них не нарушается. Роль экзоспориума продолжает оставаться загадкой.

Выросты на спорах. Замечательной особенностью спорообразования у анаэробов является формирование на спорах особых выростов с поразительно разнообразной структурой. Каждому виду анаэробных бактерий свойствен свой тип строения выростов (рис. 59). Этот признак строго специфичен, наследственно закреплен и очень устойчив. Даже у дефектных спор, потерявших способность образовывать оболочку, выросты сохраняются и не меняют своей специфической структуры.

Поражает разнообразие выростов у различных видов анаэробных бактерий. Они могут иметь форму метелок, тонких нитей или жгутиков, трубок различной толщины, разбросанных по всей поверхности споры или собранных в пучок ершиковидных палочек, длинных широких лент, шипов, булавок и образований, сходных по форме с оленьими рогами (табл. 34).



Рис. 60. Ультратонкий срез клеток Cl. taeniosporum. Реакция на дегидрогеназы. Стрелками показаны отложения теллура. Видны выросты и светлые шаровидные включения гранулезы. Увел. × 45 000.



Рис. 61. Поперечный ультратонкий срез клеток Cl. penicillum. Хорошо заметен лизис цитоплазмы вокруг трубчатых выростов (светлые зоны). Увел. × 96 000.

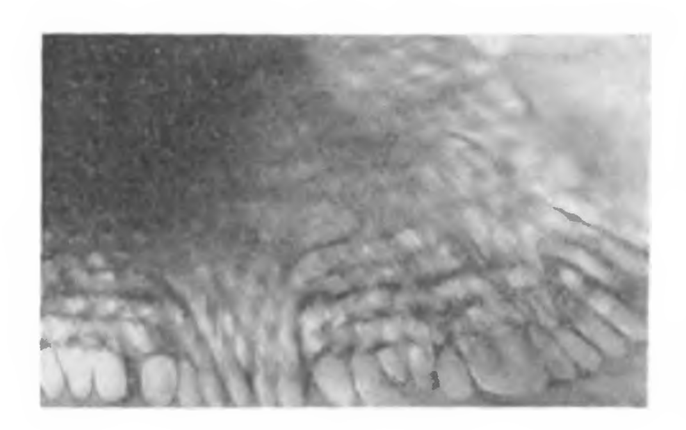


Рис. 62. Ячеистые колпачки на спорах. Видны отдельные газовые вакуоли (мешочки), составляющие колпачок. Cl. caliptrosporum. Увел. × 55 000.

У Clostridium taeniosporum выросты имеют лентовидную форму. Пучок таких отростков прикрепляется к споре с помощью специального органа — подушечки (схема 3 на табл. 32 и рис. 4 на табл. 35). Выросты появляются на ранней стадии формирования проспоры — перед закладкой кортекса и оболочки; затем они растут, удлиняются, пронизывая цитоплазму, пока не достигнут противоположного полюса клетки. Цитоплазма вокруг выростов постепенно лизируется (рис. 61). Материнская клетка разрушается. На свободных зрелых спорах, вышедших из спорангия, выросты распускаются в виде зонтика (рис. 3 на табл. 34).

На спорах Clostridium saprogenes имеется по одному крупному и сложноустроенному выросту (табл. 35). Он имеет вид длинного толстого жгута-ствола, образующего на конце кольцо, от которого отходят усики — трубчатые палочковидные отростки. Ствол имеет грубозернистую структуру и поперечную исчерченность, мелкозернистые усики обладают капсулярным слоем. Формирование выростов у этого вида можно проследить на целых клетках. Сначала отростки плохо просматриваются, так как они окружены плотными участками цитоплазмы (рис. 1 на табл. 35), затем цитоплазма осветляется и выросты становятся хорошо заметными (рис. 2 на табл. 35). На одном из полюсов клетки четко заметна кольцевидная структура и усики.

Следующая стадия — лизис материнской клетки и выход зрелой споры в среду (рис. 3 на табл. 35). У организма, описанного как Bacillus (Clostridium) penicillus (строгий анаэроб), выросты имеют вид пучка толстых трубок, прикрепленных к одному из полюсов споры (рис. 1 на табл. 34). На поперечных срезах спорулирующих клеток четко видны зоны лизиса цитоплазмы вокруг выростов, имеющих вид овальных плотных телец с зернистой структурой (рис. 61).

Химической состав и роль выростов на спорах. Сложные по строению отростки на спорах впервые были обнаружены сотрудниками кафедры биологии почв Московского университета. В настоящее время выросты на спорах анаэробов изучаются также во многих лабораториях за рубежом. Описываются новые виды отростков. Наиболее интересным является вопрос о функции (биологической роли) этих споровых структур. Выяснение функции тех или иных клеточных структур — отнюдь не легкое дело. В истории биологии найдется немало примеров тому, что выяснение роли той или иной клеточной структуры занимает много лет (а иногда и десятилетий). Подобные исследования очень увлекательны и имеют большое значение: с каждой новой структурой

открываются новые вещества, особые ферменты, нередко совершенно неизвестные биохимические процессы.

Функция выростов на спорах окончательно еще не выяснена. Одни исследователи предполагают, что отростки на спорах — специфические чувствительные (хемосенсорные) органеллы, подающие споре «команду» на прорастание (при благоприятных условиях). Другие считают, что выросты выполняют важную роль в процессе созревания спор, участвуя в формировании споровых покровов и кортекса. Третьи допускают, что выросты на спорах — результат каких-то нарушений в нормальном обмене веществ.

Химические анализы показали, что выросты состоят в основном из белка. В веществе выростов обнаружено 18 различных аминокислот, а также полисахариды и липиды. Оказалось, что по аминокислотному составу и структуре белок выростов сходен с такими белками, как кератин, актин, коллаген. Для того чтобы проделать подобные анализы, нужно было «отрезать» выросты у большого количества спор, а затем очистить от загрязняющих веществ и собрать их вместе. В качестве «ножниц» при этом был использован ультразвук, а собрать микроскопические отдельные отростки удалось с помощью современных высокоскоростных центрифуг.

Очень важным является вопрос о ферментативной активности выростов. В трубчатых выростах Bacillus penicillus выявлена дегидрогеназная активность (т. е. активность ферментов, отщепляющих водород от окисляемых субстратов).

Химический состав и тонкая структура выростов, их локализация в области контактирующих мембран двух функционально различных клеток (материнской клетки и проспоры) позволяют в общем виде заключить, что выросты бактериальных спор представляют собой специализированные структуры, которые ответственны за контакт клеток в системе спорангий — спорта.

Колпачки на спорах. Еще одной чрезвычайно интересной особенностью спорообразования у анаэробов является формирование на спорах блестящих колпачков. Эти колпачки на спорах у клостридиального и бациллярного типа клеток имеют конусовидную, а на спорах плектридиев — серповидную форму (рис. 48—50, 62). Колпачки при наблюдении в фазово-контрастном микроскопе четко выделяются благодаря сильному блеску. Электронная микроскопия показывает, что они имеют ячеистое строение. Множество отдельных ячеек упакованы таким образом на споре, что образуют сотовидную структуру в виде конуса или серпа. Ячейки — это электронно-прозрачные мешочки, заполненные газообразным веществом (газовые вакуоли). Мешочки имеют палочковидную или яйцевидную форму (см. рис. 62). Назначение колпачков состоит, по-видимому, в том, чтобы увеличивать подвижность и плавучесть спор в водной среде, и тем самым способствовать их распространению в природе. Подобно понтонам ячеистые колпачки не позволяют спорам тонуть. Споры с колпачками не удается осадить даже с помощью центрифуг, более того, при центрифугировании они всплывают на поверхность.

Способностью образовывать ячеистые колпачки обладают азотфиксирующие сахаролитические клостридии, сульфатредуцирующие бактерии и специфические почвенные плектридии, распространенные главным образом в почвах гидроморфного ряда.

Физиология спорообразования у анаэробов. Причины, вызывающие переход бактерий от вегетативного развития к спорообразованию, длительное время были неизвестны микробиологам. Впервые в нашей стране А. Я. Мантейфель, Н. Д. Иерусалимский провели исследования, вскрывшие факторы, влияющие на образование спор сахаролитическими анаэробами. Оказалось, что спорообразование вызывается исчезновением из среды источников азота, а также накоплением продуктов обмена (например, бутилового спирта). Но чтобы приобрести способность к споруляции, бактерии должны развиваться при нормальных условиях на полноценной питательной среде, содержащей набор аминокислот и факторов роста. Кислотность среды, оптимальная для вегетативного роста, является наиболее благоприятной и для спорообразования (pH 4,5—5,5 для Cl. acetobutylicum и ~7—7,2 для протеолитических анаэробов). Аэрация останавливает споруляцию. Эти данные свидетельствуют о том, что спорообразование является нормальной стадией развития у этих бактерий.

У анаэробов в отличие от аэробных видов исчерпание в среде источников углерода не влияет на процесс спорообразования. Даже добавление к среде глюкозы (5 *г* на литр) не сказывается на процессе спорообразования. Если культура выращена на полноценной питательной среде и приступила к спорообразованию, то дальнейший перевод клеток в условия полного голодания (например, перенос в водопроводную воду) не только не подавляет, но даже стимулирует споруляцию у некоторых сахаролитических анаэробов (Cl. saccharobutyricum), т. е. для спорообразования не требуется в этом случае поступления питательных веществ из внешней среды (экзогенных источников питания), а для завершения конеч-

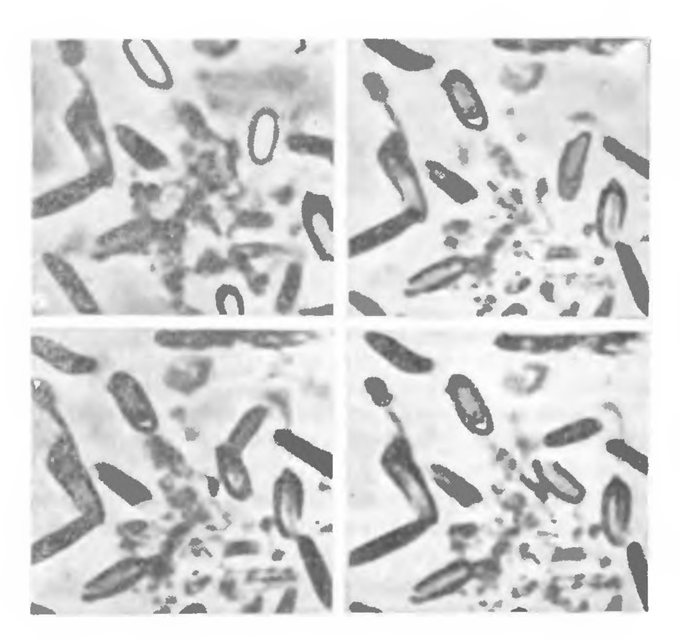


Рис. 63. Стадии прорастания спор Cl. sporopenitum. Увел. × 2100.

ных этапов формирования спор используются внутриклеточные запасы. Такой обмен веществ называется эндогенным (или эндотрофным) метаболизмом. Действительно, установлено, например, что белок спор образуется за счет азота белка вегетативных клеток. Однако у протеолитических анаэробов споруляция не поддерживается в среде, полностью лишенной органических питательных веществ. Так, для спорообразования Cl. botulinum требуются аминокислоты — аланин и аргинин, которые используются в качестве источников энергии.

Генетический контроль спорообразования. Процесс «поглощения» материнской клеткой отсеченной на полюсе части цитоплазмы с ядерным элементом приводит к образованию новой клетки с двумя мембранами (проспора). Возникает особая ассоциация клеток — двуклеточный организм в общей оболочке, причем одна из клеток — проспора осуществляет свою жизнедеятельность внутри цитоплазмы другой, материнской клетки. Возникает крайне интересная ситуация, где сталкивается деятельность двух генетических центров — ядра материнской клетки и ядра споры. Многие стороны в их взаимоотношениях остаются еще неясными. Но из цитологических, физиологических и генетических наблюдений можно сделать вывод, что эти два ядра «разделяют» между собой обязанности, связанные с контролем над процессами формирования споровых структур.

Так, синтез новых белковых веществ, споровых оболочек, кортекса и экзоспориума осуществляется при активном контроле генома материнской клетки. При этом роль материнской клетки сводится к тому, чтобы как-то отделить от себя дочернюю клетку, оказавшуюся внутри ее цитоплазмы. Но так как удалить проспору за пределы клеточных границ через цитоплазматическую мембрану и клеточную стенку невозможно, то материнская клетка поступает с дочерней по-иному — она изолирует ее от себя путем инцистирования, окружая проспору мощными слоями белковой оболочки и переводя ее в метаболически неактивное (анабиотическое) состояние. Но это все равно не спасает материнскую клетку от гибели. Хотя она и продолжает еще длительное время активно функционировать, даже иногда способна образовать еще одну спору, но все же она не в состоянии вернуться к вегетативному развитию. В результате нарушения обмена веществ в конце концов наступает лизис (разрушение) вегетативной материнской клетки и освобождение спор.

Участие в спорогенезе большого количества ферментов и антигенов, включение новых путей биосинтеза и появление новых специфических клеточных структур показывает, что число генов, контролирующих спорогенез, достаточно велико (по всей вероятности, их больше 100). Некоторые из этих генов функционируют и в период вегетативной стадии развития. До сих пор остается неясным механизм функционирования спорового генома (набора генов, ответственных за спорообразование). Установлено, что споры получают весь свой ядерный материал (ДНК) в готовом виде от материнских клеток. При этом количество ДНК на спору постоянно для данного вида и не зависит от среды выращивания бактерий. Таким образом, этот показатель, вероятно, может служить характеристикой вида и использоваться при систематике спорообразующих бактерий.

Прорастание спор. Споры, перенесенные в свежую питательную среду, начинают прорастать. Сначала они набухают, темнеют, затем через образовавшееся отверстие в оболочке споры молодая клетка выходит в среду. При этом слой кортекса разрушается, а споровая оболочка вместе с отростками (если таковые имеются) сбрасывается. У анаэробов проследить за прорастанием, наблюдая за одной и той же спорой, удается только в редких случаях. На рисунке 63 представлена серия фотографий, иллюстрирующих различные стадии прорастания — от потемнения сердцевины спор до выхода молодой вегетативной клетки из споровой оболочки. На последней стадии выхода вегетативная клетка как бы отстреливается. Отверстие в оболочке споры образуется не

строго на полюсе споры, а несколько сбоку, и молодая вегетативная клетка при выходе расположена под углом к длинной оси споры. У других анаэробов процесс прорастания может выглядеть иначе.

Особенности прорастания Cl. pasteurianum С. Н. Виноградский (1902) использовал для дифференциации этого вида от других спорообразующих анаэробов. Наконец, три вида клостридиев — Cl. pectinovorum, Cl. butyricum и Cl. tetani — отличаются тем, что прорастание их спор происходит внутри спорангия. Клеточная стенка (или часть ее) у этих видов не лизируется, а остается на зрелых спорах, облегая их в виде чехла. Но этот чехол не идентичен по происхождению и строению с экзоспориумом, описанным выше.

Цитологические особенности спорообразующих анаэробов

Морфология и тонкое строение клеток анаэробных бактерий изучены еще слабо. Скудность морфологии клостридиев отмечалась многими микробиологами, изучавшими эту группу микроорганизмов. Лишь в последнее время с помощью фазово-контрастной и главным образом электронной микроскопии получены новые данные по цитологии анаэробов.

Принципиальных отличий в строении клеток анаэробов (в сравнении с аэробными организмами) не найдено. Однако некоторые группы спорообразующих анаэробов имеют определенные цитологические особенности. Так, анаэробные клостридии в отличие от аэробных спорообразующих бактерий не содержат липидных включений — гранул полибетагидроксибутирата (Имшенецкий, 1944). Вместо них у клостридиев и некоторых плектридиев накапливается гранулеза (крахмалоподобное соединение). И еще одной особенностью анаэробов, о которой упоминалось выше, является формирование на спорах анаэробов специфических выростов и ячеистых колпачков.

Физиологические и биохимические особенности спорообразующих анаэробных бактерий

Главные отличия анаэробов касаются энергетического метаболизма, т. е. реакций, снабжающих организм энергией, и ферментов, связанных с этими реакциями. Сущность анаэробиоза была кратко и в то же время точно сформулирована Луи Пастером как «жизнь в отсутствие воздуха», т. е. жизнь без дыхания, существующая за счет анаэробного превращения веществ.

Анаэробиоз свойствен и факультативно анаэробным микроорганизмам. В отличие от последних облигатные анаэробы не могут развиваться в присутствии кислорода, более того, кислород в молекулярной форме ядовит для анаэробов.

Как известно, микроорганизмы черпают энергию, необходимую для поддержания их жизнедеятельности, за счет различного рода процессов окисления органических (а иногда и неорганических) веществ. При этом окисление происходит путем отщепления от субстратов водорода (или электронов). Водород переносится по цепи ферментов и в конечном итоге соединяется с кислородом, образуя воду. Анаэробный же способ извлечения энергии характеризуется тем, что свободный кислород в нем не принимает участия, а органические субстраты окисляются только за счет отщепления водорода. Освобождающийся водород либо присоединяется к продуктам распада того же самого органического вещества, либо выделяется в газообразном состоянии.

На схеме 1 (табл. 36) показан транспорт электронов при дыхании и различных типах анаэробного способа получения энергии. Водород и электроны отщепляются от субстратов с помощью пиридиннуклеотидных ферментов (ПН). Далее они у аэробов проходят по цепи ферментов с возрастающими потенциалами—флавопротеидные (ФП)—цитохромные ферменты (Цит.) — и с помощью цитохромоксидазы (Цит. окс.) переносятся на кислород. Поток электронов направлен от системы с более низким (более отрицательным потенциалом) к системе с более высоким (более положительным) потенциалом, от $-0{,}8 - 0{,}4$ *в* (потенциал субстрата) до $+0{,}8$ *в* (потенциал кислорода).

Таким образом, при дыхании конечным акцептором водорода является кислород. У анаэробов в качестве акцепторов водорода выступают либо органические субстраты (брожение), либо неорганические вещества, такие, как нитраты или сульфаты («анаэробное дыхание»). Из схемы видно, что наиболее просто и примитивно транспорт электронов осуществляется у большинства анаэробов из-за отсутствия у них ферментов цепи переноса электронов, способных передавать электроны по цепочке вплоть до молекулярного кислорода.

Молекулярный кислород отрицательно действует на рост и активность облигатных анаэробов. В присутствии свободного кислорода клетки анаэробов теряют подвижность. Благодаря этой реакции анаэробы были впервые обнаружены Пастером. Однажды он рассматривал под микроскопом каплю бродящей жидкости (при маслянокислом брожении), помещенную между двумя тонкими плоскими стек-

лышками, и заметил, что клетки, находящиеся по краям препарата (куда кислород воздуха свободно проникал), становились внезапно неподвижными, а палочки, находящиеся в центре препарата (куда воздух не проникал), продолжали очень активно двигаться.

Отсюда Пастер сделал вывод, что кислород воздуха ядовит для некоторых микробов, и разделил последние на две группы — аэробов и анаэробов.

Противники Пастера (например, Трекюль) возражали против утверждения о существовании бактерий, для которых кислород воздуха может быть смертельным, и приводили в пример споры анаэробов, способные длительное время сохраняться на воздухе. На это Пастер отвечал, что споры не являются настоящими живыми существами, так как они не питаются и не размножаются. Последующее развитие науки подтвердило положения Пастера. Так, было показано, что спорам бактерий свойствен крайне выраженный анабиоз и обмен веществ у них находится на таком низком уровне, что его даже не удается измерить с необходимой точностью. В связи с этим споры не чувствительны ко многим повреждающим факторам, а споры анаэробов могут, кроме того (в отличие от вегетативных клеток), легко сохраняться на воздухе.

Вопрос, почему кислород является токсичным для анаэробов, еще недостаточно выяснен. Одни исследователи считают, что токсическое действие кислорода связано с образованием в культурах анаэробных микроорганизмов ядовитых концентраций перекиси водорода, образующейся в результате окисления субстрата кислородом воздуха. Причиной накопления перекиси водорода является отсутствие у анаэробов фермента каталазы (разлагающего перекись). Имеются сообщения, что некоторые штаммы клостридиев могут расти и в аэробных условиях, если к среде добавлена каталаза. Но, с другой стороны, очень важным фактором, определяющим развитие анаэробов, являются окислительно-восстановительные условия среды. Они выражаются через окислительно-восстановительный потенциал (ОВП), измеряемый в вольтах (напряжение на электроде, погруженном в испытуемую среду). Окислительно-восстановительные условия можно выразить также через показатель rH_2, характеризующий соотношение между H_2 и O_2. rH_2 в пределах от 0 до 40 характеризует все степени восстановленности или окисленности среды в зависимости от насыщения ее кислородом либо водородом. Подробные исследования условий развития анаэробов показали, что облигатные анаэробы не могут развиваться при rH_2 (или ОВП) выше определенного предела. rH_2 в среде можно измерить либо электрометрическим способом (с помощью потенциометров), либо с помощью красителей, которые восстанавливаются и обесцвечиваются (или изменяют цвет) при определенных значениях rH_2. Так, например, краситель янусгрюн в аэробных условиях при $rH_2 = 20$ и выше имеет в растворе зеленый цвет, при rH_2 в пределах 12—14 — розовый цвет, а при еще более низких значениях rH_2 он обесцвечивается.

А. Р. Прево проделал следующий опыт (схема 2 на табл. 36). Питательную среду (мясо-пептонный агар или желатин) он наливал в пробирки, кипятил 35 *мин* и оставлял на воздухе двое суток. Сразу после кипячения среда даже у самой поверхности была сильно восстановленной с низким rH_2. Через 48 *ч* вследствие диффузии кислорода в среду показания rH_2 сильно изменились. С самой поверхности и до глубины 10 *мм* rH_2 составлял 20 единиц (янусгрюн — зеленый). Ниже 10 *мм* rH_2 был равен 14 (янусгрюн — розовый). На глубине 13 *мм* — 12,5, при 16 *мм* — 9,2, а при 17 *мм* — 8, при 18 *мм* всего 7,4. Оказалось, что строгие анаэробы могут развиваться в средах с rH_2 не выше 14.

Имеются также виды с высокой степенью анаэробности, которые начинают размножаться лишь при крайне низких значениях rH_2, приближающихся или почти равных нулю. В области rH_2 выше 14 находится зона развития аэробов. В промежуточной области (между аэробиозом и строгим анаэробиозом) могут развиваться микроаэрофильные формы, приспособившиеся к развитию в средах с низкими концентрациями свободного кислорода.

При изучении действия кислорода на развитие облигатных анаэробов было показано, что кислород не оказывает губительного действия на анаэробов, если ОВП среды низкий. Действительно, если к среде добавить восстанавливающие агенты, снижающие ОВП, то некоторые анаэробные микроорганизмы способны развиваться на таких средах в аэробных условиях. В целом анаэробы можно отнести к таким микроорганизмам, рост и развитие которых приурочены к природным субстратам, лишенным свободного кислорода и обладающим низким окислительно-восстановительным потенциалом.

Токсическое действие кислорода воздуха на рост и развитие облигатных анаэробов и тяготение к низкому окислительно-восстановительному потенциалу, по современным представлениям, можно объяснить тем, что молекулярный кислород и высокий ОВП могут служить причиной необратимого окисления жизненно важных ферментов, обусловливающих основные процессы их метаболизма.

Большинство анаэробных спорообразующих бактерий лишено также и других геминовых ферментов. Так, у бактерий из порядков Clostridiales и Plectridiales (по П р е в о) не обнаружены до настоящего времени цитохромы. Для переноса водорода в ряду субстрат — субстрат ими используются флавиновые ферменты, обладающие свойством а у т о о к с и д а б и л ь н о с т и (самоокисление кислородом воздуха). Хотя ферменты облигатных анаэробов (например, флавиновые) окисляются кислородом, он у них не может служить в качестве физиологического акцептора водорода. Реакция флавиновых ферментов с кислородом направлена на детоксикацию молекулярного кислорода.

Из спорообразующих анаэробов цитохромы (цитохромы *б* и *с*) обнаружены только у сульфатредуцирующих микроорганизмов рода Desulfotomaculum. Эти бактерии также очень чувствительны к кислороду. Таким образом, различия между облигатными анаэробами и аэробами касаются прежде всего ферментативного обеспечения терминального окисления. У анаэробов свободный кислород не может быть использован в качестве конечного акцептора водорода.

В клетках спорообразующих анаэробов в энергетическом обмене веществ играют большую роль флавиновые ферменты.

Не удивительно поэтому, что содержание флавиновых дегидрогеназ в клетках анаэробов (маслянокислые бактерии) значительно выше, чем у аэробов.

Облигатные анаэробы представляют собой, очевидно, пример ранних анаэробных форм жизни. Это согласуется с теорией происхождения жизни на Земле, по которой первичными организмами нашей планеты были анаэробы. Сравнительный биохимический анализ приводит к выводу, что в основе энергетического обмена всех без исключения организмов лежат одни и те же поразительно сходные между собой цепи реакций, не связанных с потреблением свободного кислорода,— реакции, которые происходят в клетках современных анаэробов (по А. И. О п а р и н у).

В связи с этим большое значение имеет также вопрос о локализации в клетках анаэробных микроорганизмов дегидрогеназ. Считалось, что у аэробов дегидрогеназы связаны с мембранами, а у анаэробов, не обладающих цитохромами и окислительным фосфорилированием (клостридии), эти ферменты не связаны с мембранами и находятся в цитоплазме только в растворимой форме. Эта точка зрения как будто находится в согласии с данными о том, что ферменты гликолитического цикла (ферменты, участвующие в распаде углеводов в анаэробных условиях) находятся в клетках животных в растворимой форме.

Таким образом создавалось впечатление, что механизмы, обеспечивающие анаэробиоз, в структурном отношении организованы более примитивно. Свидетельством этого является отсутствие в данном случае связи дегидрогеназ с мембранами. Однако недавно было показано, что ферменты гликолитического цикла (в том числе дегидрогеназы) локализуются в плазматической мембране.

Ошибочность прежних данных объяснялась грубостью методов выделения мембран для биохимических анализов. Выделение чистых фракций мембран включает жесткие приемы разрушения клеток и последующее разделение осколков клеток на фракции различных клеточных структур. В процессе таких обработок ферменты, связанные с мембранами, могут легко от них отделиться. Как отмечают известные биохимики Д. Г р и н и Р. Г о л ь д б е р г е р (1968), именно эта хрупкость мембран вводила в заблуждение два поколения биохимиков, которые считали, что гликолитические ферменты не связаны с мембранами.

Применение электронно-микроскопических методов, позволяющих изучать распределение дегидрогеназ в целых клетках, показывает, что дегидрогеназы у анаэробных спороносных бактерий, очевидно, также связаны с мембранами, играющими у живых организмов огромную роль, особенно в процессах энергетического метаболизма. Например, у такого облигатного анаэроба, как Cl. taeniosporum, активность окислительно-восстановительных ферментов проявлялась только в связи с цитоплазматической мембраной (рис. 60). В то же время у других анаэробов восстановление акцепторов электронов наблюдается и в цитоплазме. Возможно, эти явления связаны с различным набором ферментов у разных видов либо с неспецифическим восстановлением красителей в цитоплазме.

В качестве индикаторов для окислительно-восстановительных ферментов в электронной микроскопии используют теллурит калия или соли тетразолия. Эти соединения, будучи добавленными в среду и проникая в клетки, акцептируют электроны, которые они получают от дегидрогеназ. В результате реакции эти соединения восстанавливаются и выпадают в осадок, имеющий вид электронно-плотных (темных на экране микроскопа) зерпышек, глыбок, тонких слоев. Теллурит в качестве индикатора окислительно-восстановительных ферментов более показателен, чем тетразолии, так как соли тетразолия могут неспецифически восстанавливаться веществами, содержащими сульфгидрильные группы, а также редуцирующими

(восстанавливающими) сахарами. Особенно это относится к анаэробным микроорганизмам, развивающимся при очень низком окислительно-восстановительном потенциале среды и вырабатывающим различные вещества с сильной редуцирующей активностью. Весьма интересно, что у некоторых анаэробных бактерий рода Clostridium обнаружена специфическая, но эффективная форма окислительного фосфорилирования (фосфорилирования в цепи окислительных ферментов).

Если согласиться с утверждением (довольно убедительно обоснованным данными сравнительной физиологии и биохимии) о том, что облигатные анаэробы — это пример ранних форм жизни на Земле, то возникает вопрос, не отразились ли происхождение и эволюция анаэробов на составе и строении их ДНК — хранителе генетической информации. Сейчас уже хорошо известно, что дезоксирибонуклеиновым кислотам всего органического мира присущ единый план строения, а с другой стороны, имеются безграничные возможности вариаций состава и структуры этих соединений. Вполне логично думать, что возникновение ДНК в истории жизни на Земле было весьма важным и, вероятно, даже решающим фактором в дифференциации и обособлении новых групп и видов живых существ. Так как именно нуклеиновые кислоты непосредственно связаны с наследственностью и изменчивостью, то они должны являться материальной основой эволюционного процесса.

Специфичность нуклеиновых кислот для различных организмов обусловливается их химическим строением и может отражаться в первую очередь на количественном соотношении пуриновых и пиримидиновых оснований (на нуклеотидном составе) и на последовательности чередования нуклеотидов в цепи молекулы. Состав ДНК бактерий очень сильно варьирует от самого крайнего АТ-типа (преобладает пара — аденин и тимин) до ГЦ-типа (преобладают гуанин и цитозин). Если выразить соотношение оснований в виде молярных процентов Г + Ц, то колебания этого показателя лежат в пределах от 25 до 75%. Весьма показательно в этом отношении, что сложно организованные прокариотные организмы — актиномицеты — имеют самый высокий процент Г+Ц в ДНК, а примитивные анаэробные спорообразующие бактерии, у которых отсутствуют цитохромы, обладают крайним АТ-типом (до 25% Г+Ц). Среди спорообразующих анаэробов также можно выявить определенные закономерности. Так, для гетеротрофных, не содержащих цитохромов бактерий (клостридии) колебания Г + Ц находятся в пределах от 25 до 39%, а для спорообразующих сульфатредуцирующих анаэробов, являющихся хемолитогетеротрофами и обладающих уже отдельными цитохромами, процент Г + Ц находится в пределах 45—48.

Таким образом, ДНК у анаэробов имеет интересные особенности, и очень многого можно ожидать в будущем от изучения первичной структуры ДНК этих бактерий.

Физиологические группы анаэробных спороносных бактерий

Облигатные анаэробные бактерии, способные образовывать эндогенные споры, в настоящее время можно подразделить в зависимости от характера используемых ими субстратов и особенностей метаболизма на следующие физиологические группы: сахаролитические, протеолитические, пуринолитические и сульфатредуцирующие анаэробные бактерии.

Сахаролитические анаэробные бактерии способны сбраживать различные углеводы (органические кислоты и спирты, полисахариды, пектиновые вещества). Обычно конечными продуктами брожений являются органические кислоты, растворители (спирт, ацетон, бутанол и др.), углекислый газ и водород. Было установлено существование нескольких типов брожения.

Маслянокислое брожение осуществляют такие анаэробы, как Cl. butyricum, Cl. tyrobutyricum, Cl. lactoacetophilum, и другие виды. Главные продукты брожения — масляная и уксусная кислоты. Так, сбраживание глюкозы Cl. butyricum можно описать уравнением

$$4 \text{ глюкоза} \rightarrow 2 \text{ уксусная кислота} + 3 \text{ масляная кислота} + 8CO_2 + 8H_2$$

Образование масляной кислоты происходит также, если в среду вместо углеводов вносить молочную кислоту вместе с уксусной. Уксусная кислота играет роль акцептора водорода. Образовавшиеся при маслянокислом брожении кислоты далее микроорганизмом не потребляются.

Ацетонобутиловое брожение представляет собой биохимически более сложный тип маслянокислого брожения, в котором образовавшиеся на первой стадии жирные кислоты превращаются в нейтральные конечные продукты — ацетон, бутиловый и изопропиловый спирты. Если в первой фазе брожения увеличивается кислотность, то во второй фазе кислотность не только не возрастает, но даже уменьшается. Таким образом, за счет превращения кислот в нейтральные продукты регулируется pH среды (кислотность). Ацетонобутиловое брожение углеводов вызывается Cl. acetobutylicum и близкими к нему по физиологии видами.

Cl. butylicum осуществляет брожение, очень сходное по типу с ацетонобутиловым, но отличается тем, что вместо ацетона в этом случае образуется изопропиловый спирт.

Уксуснокислое брожение углеводов наблюдается у Cl. aceticum и Cl. thermoaceticum. Уксусная кислота — единственный продукт брожения.

Пропионовокислое брожение присуще Cl. propionicum. В качестве основных продуктов образуются пропионовая и уксусная кислоты, а также углекислый газ.

Брожение пектиновых веществ (полиурониды) способны осуществлять анаэробные бактерии из различных систематических групп. В настоящее время известно около 18 видов клостридиев, способных разрушать пектиновые вещества. Наиболее активные пектинолитические виды — Cl. felsineum, Cl. laniganii, Cl. pectinolyticum, Cl. pectinovorum, Cl. virens и другие пигментированные и непигментированные клостридии и плектридии. Имеются и факультативно-анаэробные формы — Cl. macerans и Cl. polymyxa. Каждому из этих видов свойственны свои специфические детали обмена веществ, но общим их свойством является способность разлагать пектиновые вещества до органических кислот, спиртов и газов. Некоторые бактерии обладают очень стойкими пектинолитическими свойствами и выделяют пектинолитические ферменты на средах без пектиновых веществ. У других анаэробов (например, у Cl. multifermentans) синтез ферментов происходит только при добавлении в среды пектинов (индуцированный синтез ферментов).

Сбраживание сахаров пектинолитические анаэробы осуществляют по маслянокислому или ацетонобутиловому типу.

Брожение целлюлозы. Большая группа высокоспециализированных анаэробных спорообразующих бактерий получает энергию за счет сбраживания целлюлозы. Конечными продуктами брожения являются уксусная, пропионовая, масляная и молочная кислоты, этиловый спирт, водород и углекислый газ. В качестве промежуточных продуктов при гидролизе целлюлозы образуются глюкоза и целлобиоза. И весьма удивительно, что если добавить к среде глюкозу (или другие сахара), то они очень плохо усваиваются либо совсем не используются. А если в среде имеются одновременно глюкоза и клетчатка, то сбраживается прежде всего клетчатка. Это свидетельствует о высокой специализации целлюлозоразлагающих анаэробов.

Целлюлозолитические бактерии отличаются не только физиологическими, но и морфологическими особенностями. Большинство целлюлозолитических спорообразующих анаэробов имеют вид очень тонких длинных палочек, образующих споры по плектридиальному типу.

Обычно вегетативные клетки находятся в адсорбированном состоянии на волокнах целлюлозы (рис. 51). Вероятно, это связано с тем, что ферменты, гидролизующие клетчатку (целлюлазы), в среду не выделяются, а прикреплены к поверхности клеток. Под микроскопом можно увидеть, что разрушаются те участки клетчатки, к которым клетки непосредственно прикасаются. Спорообразующие клетки обычно находятся в растворе, так как при спорообразовании изменяется характер связи со средой, а спорообразование идет за счет эндогенного метаболизма (за счет внутриклеточных запасов питательных веществ).

Первая культура анаэробных спорообразующих бактерий, способная осуществлять брожение целлюлозы, была выделена В. Л. Омелянским. В литературе описано 12 видов целлюлозолитических анаэробов. Спорообразующие целлюлозолитические анаэробы до настоящего времени очень плохо изучены в связи с трудностями их выделения и культивирования. Большинство выделенных штаммов были загрязнены посторонними бактериями, что значительно обесценивает данные по физиологии и биохимии этих организмов.

Брожение органических кислот и спиртов. Выделено несколько специализированных видов анаэробных бактерий (возможно, их в природе существует намного больше), использующих органические кислоты и спирты в качестве источника углерода и энергии.

Так, Cl. kluyveri получает энергию путем сопряженного окисления-восстановления системы этиловый спирт — уксусная кислота. В результате реакции образуются высшие жирные кислоты (главным образом капроновая и масляная кислоты). Характерно, что Cl. kluyveri не способен сбраживать углеводы, аминокислоты и пурины. Накопление энергии в форме АТФ происходит у этого анаэроба с использованием механизмов окислительного фосфорилирования. Cl. lactoacetophilum осуществляет брожение сходного типа, сбраживая смесь лактата и уксусной кислоты. Обе эти бактерии используют в качестве акцепторов водорода уксусную кислоту, а в качестве доноров первая — этанол, вторая — лактат.

Cl. glycollicum превращает этиленгликоль в смесь этилового спирта и уксусной кислоты:

$$\underset{\text{этиленгликоль}}{\begin{matrix} CH_2OH \\ | \\ CH_2OH \end{matrix}} \rightarrow \underset{\text{уксусная кислота}}{CH_3COOH} + \underset{\text{этиловый спирт}}{CH_3CH_2OH} + H_2O$$

Анаэробная бактерия из рода Clostridium (не определенная до вида) осуществляет крайне интересный тип брожения соединений с сульфониевой связью. Такие вещества могут рассматриваться как соединения, обладающие макроэргической связью, при разрыве которой выделяется большое количество энергии. Clostridium species (Штадтман, 1968) сбраживает диметилпропиотетин, используя его в качестве единственного источника углерода и энергии:

$$3(CH_3)_2S^+-CH_2CH_2COO^- + 2H_2O \rightarrow$$
диметилпропиотетин
$$\rightarrow 2CH_3CH_2COO^- + CH_3COO^- +$$
пропионовая кислота; уксусная кислота
$$+ 3(CH_3)_2S + CO_2 + H^+$$
диметилсульфид

Протеолитические анаэробные бактерии — очень большая группа анаэробов, получающая энергию за счет анаэробного разрушения аминокислот. Многие из них являются строго протеолитическими организмами, неспособными сбраживать углеводы. Другие обладают слабовыраженной сахаролитической активностью. Имеются также активные протеолитические виды, способные осуществлять маслянокислое брожение сахаров. Протеолитическая активность у некоторых анаэробов (Cl. histolyticum) настолько высока, что у зараженных этими микроорганизмами животных наблюдается как бы расплавление мышц, после чего остаются голые кости. Освобождающиеся после протеолиза (разрушение белков протеолитическими ферментами) аминокислоты могут сбраживаться двумя путями. Cl. sporogenes, например, сбраживает пару аминокислот, причем одна из них окисляется, а другая восстанавливается (реакция Стикленда), т. е. одна аминокислота служит донором, а другая — акцептором водорода:

$$\text{аланин} + 2\ \text{глицин} + 2H_2O \rightarrow$$
$$\rightarrow 3\ \text{уксусная кислота} + CO_2 + 3NH_3$$

Существуют виды протеолитических анаэробов, которые могут сбраживать и по одной аминокислоте, например глутаминовую кислоту (Cl. tetani).

Пуринолитические анаэробы. Существуют три вида бактерий, сбраживающих гетероциклические соединения с азотным кольцом: Cl. acidiurici, Cl. cylindrosporum и Cl. uracilicum. Они способны разрушать пурины и пиримидины с образованием уксусной кислоты, углекислого газа и аммиака. Первые два вида не способны использовать ни углеводы, ни белки (аминокислоты). Ими быстро расщепляются ксантин, гуанин, гуанозин, 6,8-диоксипурин; более медленно и после адаптации (приспособления) разрушаются гипоксантин и инозин. Cl. acidiurici и Cl. cylindrosporum физиологически очень близки, но четко разделяются по морфологическим признакам. У Cl. acidiurici споры имеют овальную форму и расположены терминально. Клетки при спорообразовании раздуваются. У Cl. cylindrosporum споры цилиндрические, расположены центрально или субтерминально. Спорангии при этом не раздуваются.

Сульфатредуцирующие бактерии. Восстановление микроорганизмами полностью или частично окисленных соединений минеральной серы в анаэробных условиях за счет окисления органического вещества или водорода называют микробной сульфатредукцией. Этот процесс был открыт русским химиком Н. Д. Зелинским в 1890—1893 гг. Чистая культура сульфатредуцирующих бактерий была выделена Бейеринком в 1895 г. Сначала бактерий, восстанавливающих сульфаты, относили к неспороносным. Затем было замечено, что в культурах сульфатредуцирующих бактерий иногда появляются споры (когда инкубирование проводилось при высоких температурах). В настоящее время выяснилось, что большинство неспорообразующих штаммов, выделенных из различных субстратов, было загрязнено спорообразующими. Последние выделены в новый род Desulfotomaculum, в который входят четыре вида: D. nigrificans, D. ruminis, D. orientis, D. antarcticum. Первые два вида используют некоторые органические кислоты (молочную, пировиноградную), но не усваивают углеводы (глюкозу). D. antarcticum способен усваивать глюкозу. D. nigrificans — термофил, оптимальная температура для роста этого вида 55° С. Восстановление сульфатов происходит по уравнению:

$$2CH_3-CHOH-COOH + Na_2SO_4 \rightarrow$$
молочная кислота; сульфат натрия
$$\rightarrow 2CH_3-COOH + 2CO_2 + H_2S + NaOH$$
уксусная кислота

Таким образом, у анаэробных спорообразующих бактерий мы встречаемся с удивительным физиологическим разнообразием как по механизмам анаэробного получения энергии, так и по диапазону используемых субстратов.

Имеется группа анаэробов, использующих главным образом углеводы; другая группа разлагает преимущественно белки и аминокислоты; третья — сбраживает только пурины; четвертая — получает энергию за счет окисления органических кислот или водорода, используя в качестве акцептора водорода сульфаты.

Специфичность по отношению к субстратам у спорообразующих анаэробов выражена резко.

Потребности в питательных веществах у этих групп весьма различны. Некоторые протеолитические анаэробы (например, Cl. sporogens) не удовлетворяются средами, содержащими полный набор аминокислот, углеводы, минеральные соли, комплекс витаминов, активаторы микробного роста. Такие резко выраженные гетеротрофы растут лишь на средах, содержащих белки или продукты их частичного гидролиза. С другой стороны, существуют анаэробы, развивающиеся на очень простых средах, в состав которых входит несколько минеральных солей, в том числе сульфаты и органическая кислота либо водород в качестве донора электронов (сульфатредуцирующие бактерии). При этом может усваиваться атмосферный азот.

Способность фиксировать молекулярный азот широко распространена среди спороносных бактерий. Этот процесс могут осуществлять маслянокислые, ацетонобутиловые и сульфатредуцирующие бактерии. Наиболее активные азотфиксаторы — сахаролитические анаэробы (клостридии).

Отношение к кислороду не одинаковое у различных физиологических групп спорообразующих анаэробов. Более устойчивыми к действию кислорода являются сахаролитические анаэробы. Часть представителей этой группы — аэротолерантные формы (способные давать слабый рост на пластинках агара даже в аэробных условиях), например Cl. carnis, Cl. histolyticum и др. Очень чувствительны к кислороду и трудно культивируются сульфатредуцирующие бактерии. Они могут развиваться только в строго анаэробных условиях при тщательном удалении кислорода из сред, в которых они культивируются.

Распространение и роль в природе спорообразующих анаэробных бактерий

Анаэробные спорообразующие бактерии широко распространены в природе. Их находили в самых различных почвах всех континентов, на скальных породах горных массивов, в морях, пресных водах озер и рек, водах глубинных нефтяных источников, в кишечнике человека и животных и т. д.

В определителе А. Р. Прево дано описание около 200 видов анаэробных спорообразующих бактерий. На самом деле их в природе гораздо больше. Общепризнанным является мнение, что только меньшая доля микроорганизмов известна в настоящее время. Особенно это касается анаэробов, которые с большим трудом выделяются из природных субстратов и культивируются в лабораториях. И не случайно с каждым годом мы узнаем о новых микроорганизмах, выделенных «охотниками» за микробами.

С открытием новых, особенно своеобразных, видов и групп микроорганизмов становятся известными новые биохимические процессы, осуществляемые микроорганизмами в природе, новые метаболиты микроорганизмов (ферменты, гормоны, витамины, антибиотики и т. д.), не говоря уже о том, что расширяются наши представления о разнообразии форм микроорганизмов и органического мира в целом.

Благодаря очень интенсивному обмену веществ, а следовательно, и необычайно высокой химической активности, микроорганизмы играют огромную роль в круговороте веществ на Земле. Анаэробные микроорганизмы принимают активное участие во многих звеньях этого круговорота, что обусловлено разнообразием и сложностью процессов их обмена веществ, большим набором органических и неорганических веществ, трансформируемых этими микроорганизмами, и крайне широким спектром выделяемых продуктов метаболизма. Во всех биологических циклах (круговороте углерода, азота, серы, фосфора и других элементов) анаэробам принадлежит весьма существенная роль.

Сахаролитические спороносные анаэробы «специализируются» на разложении углеводов и родственных им соединений, попадающих в почву и другие среды благодаря деятельности фотосинтезирующих организмов.

Другие физиологические группы анаэробов участвуют в круговороте азотсодержащих веществ: разлагают белки, аминокислоты, пурины (протеолитические, пуринолитические бактерии). Многие же способны активно фиксировать атмосферный азот, переводя его в органическую форму. Эти анаэробы способствуют повышению плодородия почв. Количество клеток протеолитических и сахаролитических анаэробов в 1 *г* плодородных почв достигает даже миллионов. Особое значение имеют те группы микроорганизмов, которые участвуют в разложении труднодоступных форм органических соединений, таких, как пектиновые вещества и целлюлоза. Именно эти вещества составляют бóльшую долю растительных остатков и являются главным источником углерода для почвенных микроорганизмов. В анаэробных условиях эти соединения разрушаются пектинолитическими и целлюлозолитическими анаэробами.

Деятельность сульфатредуцирующих бактерий очень многогранна. С ними связывают образование нефти, сероводорода в морях, почвах, лечебных грязях. Еще в 1890 г. Н. Д. Зелинский и Е. Брусиловский показали, что слой воды в Черном море, насыщенный сероводородом, является результатом активности сульфатредуцирующих

анаэробных бактерий. В почвах деятельность сульфатредуцирующих бактерий приводит к содообразованию. В определенных условиях, благоприятствующих накоплению соды, может произойти содовое засоление почвы. Массовое развитие сульфатредуцирующих бактерий, например, в почвах рисовых плантаций приводит к усилению восстановительных процессов, переводящих многие питательные вещества в доступную для корней риса форму.

Образование сероводорода сульфатредуцирующими бактериями часто приносит вред, вызывая при определенных обстоятельствах коррозию металлических подводных и подземных сооружений.

Патогенные и токсигенные спорообразующие анаэробы. Некоторые из протеолитических и сахаролитических бактерий могут быть возбудителями болезней, особенно таких, как гангрена и столбняк (так называемые раневые инфекции). Возбудителями газовой гангрены являются такие виды анаэробных спороносных бактерий, как Cl. perfringens, Cl. histolyticum, Cl. septicum, Cl. oedematiens, Cl. bifermentans. Возбудитель столбняка — Cl. tetani. Хотя патогенные бактерии не так часто встречаются в медицинской практике, как другие патогенные микроорганизмы, но вызываемые ими заболевания очень опасны, протекают быстро и часто с фатальным исходом.

Попадая в рану, гангренозные формы анаэробов вызывают быстро распространяющееся разрушение мышечной ткани, сопровождающееся накоплением в ткани водорода. Возбудители вырабатывают сильнодействующие экзотоксины. Наиболее изучен альфа-токсин, выделяемый Cl. perfringens. Это фермент лецитиназа, разрушающая лецитин (важный компонент клеточных мембран). Лецитиназа также лизирует и красные кровяные тельца. Cl. tetani при развитии в ранах продуцирует белковый токсин большой силы, который через кровь и нервные каналы быстро проникает в организм и вызывает повреждение центральной нервной системы.

Cl. botulinum продуцирует токсины, вызывающие опасные, часто фатальные пищевые отравления. Насчитывается 5 разновидностей Cl. botulinum, синтезирующих 6 различных токсинов. Из них наибольшей токсичностью обладает токсин типа Д, 1 *мг* которого содержит около 10^{12} минимальных летальных доз для мышей; 5—10 *мг* этого токсина способны убить все население земного шара. Это наиболее сильный из всех токсинов, которые способны вырабатывать живые организмы. При пищевых отравлениях чаще всего встречается токсин типа А. Несмотря на большую молекулярную массу (~1 000 000), токсин легко проникает через стенку кишечника в кровь. Смерть обычно наступает в результате остановки дыхания. Токсин очень устойчив к действию протеолитических ферментов кишечного тракта, но термолабилен и может разрушаться при кипячении.

Использование анаэробов в промышленности

Получение ацетона и бутанола с помощью микроорганизмов было первым крупнотоннажным производством, где нашли применение анаэробные спорообразующие бактерии. В качестве продуцента ацетона и бутанола использовался Clostridium acetobutylicum, вызывающий ацетонобутиловое брожение углеводов.

Ацетон и бутанол — ценное сырье для производства взрывчатых веществ и каучука. Бутиловый спирт — один из лучших растворителей целлюлозных лаков. Особенно широко начал применяться микробиологический способ получения растворителей в конце 40-х годов.

В последние годы расширяется использование микроорганизмов как в нашей стране, так и за рубежом для промышленного производства таких ценных веществ, как антибиотики, ферменты, аминокислоты, гормоны, витамины, белкововитаминные препараты.

Дальнейший прогресс микробиологической промышленности связан с поисками и внедрением новых перспективных продуцентов веществ, необходимых для народного хозяйства. В этом отношении экономически выгодно может быть применение анаэробных микроорганизмов, в частности спорообразующих анаэробов, которые, как известно, являются активными продуцентами ряда важных ферментов: пектиназ, целлюлаз, протеаз, липаз, амилаз, декарбоксилазы и гиалуронидазы. Анаэробы в некоторых странах уже используются для трансформации стероидных гормонов, а также для получения липазы, коллагеназы и пектаз. Так как при выращивании анаэробов воздух (кислород) в ферментеры подавать не нужно, производственный процесс облегчается, а стоимость продуктов ферментации значительно удешевляется по сравнению с аналогичными аэробными процессами.

В последнее время показано, что споры некоторых видов анаэробов при внутривенном введении животным проявляют онколитическую активность (наблюдается разрушение злокачественных образований). Споры анаэробов обладают также радиопротекторной активностью и при внутривенном введении животным способны повышать выживаемость и среднюю продолжительность жизни животных, облученных смертельной дозой радиации. Очевидно, споры анаэробов можно использовать для получе-

ния онколитических и радиопротекторных веществ.

Спороносные анаэробные бактерии применяются при мочке льна, конопли и других лубоволокнистых растений. Под влиянием микробных ферментов (пектиназ) расщепляются пектиновые вещества, склеивающие паренхимные клетки и лубяные пучки между собой. Этот процесс используется для получения волокна, необходимого для текстильной промышленности. До сих пор в промышленных условиях мочку льна осуществляют без регулирования состава пектинолитических микроорганизмов. В то же время применение в виде заквасок чистых культур анаэробов (активных пектинолитических клостридиев) сокращает процесс в 3—4 раза и позволяет получать волокно высокого качества. Применение специальных препаратов позволит в будущем, кроме того, стандартизовать процесс получения льняного волокна.

Пектинолитические ферменты анаэробов имеют в этом отношении преимущество по сравнению с ферментами грибов, которые содержат примеси целлюлаз, ухудшающих качество волокна.

Дальнейшее всестороннее изучение обширного мира анаэробных бактерий не только приведет ко многим важным открытиям теоретического характера, но и будет способствовать широкому практическому использованию деятельности анаэробных микроорганизмов в народном хозяйстве.

Систематика спорообразующих анаэробных бактерий

В настоящее время имеются три наиболее известные системы классификации анаэробов: Н. А. Красильникова (1949), Берги (1957) и Прево (1957, 1967). По Красильникову, все спорообразующие бактерии объединяются в семейство Bacillaceae. Это семейство имеет два рода — Bacillus и Clostridium. В род Bacillus входят как аэробные, так и анаэробные бактерии (последние составляют X-группу), которые не образуют гранулезы и не раздуваются (либо слабо раздуваются) при спорообразовании. Род Clostridium объединяет бактерии, клетки которых в процессе спорообразования раздуваются с приобретением клостридиальной (лимоновидной) формы и накапливают гранулезу.

За прошедшие 20 лет после издания определителя Красильникова накопилось много данных об анаэробных микроорганизмах, их видовом разнообразии, биохимии, физиологии и цитологии. Были обнаружены новые физиологические группы, относящиеся к разным родам, и выделено много новых видов спорообразующих анаэробов.

Определитель Прево, Турпина и Кайзера наиболее полно описывает анаэробные микроорганизмы, известные в настоящее время микробиологам. Около 200 видов спорообразующих анаэробных бактерий распределяются в нем по трем порядкам: Clostridiales, Plectridiales и Sporovibrionales (схема 3 на табл. 36).

Морфологические различия между вегетативными клетками различных видов очень незначительны, а спорулирующие клетки и сами споры необычайно разнообразны. Это явление имеет очень большое значение для разделения анаэробов на систематические группы.

Для разделения на порядки служит форма вегетативных клеток (прямые или изогнутые палочки) и расположение спор в спорангиях (центральное, субтерминальное и терминальное). При разделении на семейства и роды принимаются во внимание грамокраска, подвижность клеток, способность образовывать капсулу. Различные сочетания этих признаков позволили разделить все спорообразующие анаэробные бактерии на 5 семейств и 10 родов.

Порядок Clostridiales. К нему относятся подвижные и неподвижные грамположительные и грамотрицательные палочки, раздувающиеся при спорообразовании. Споры расположены центрально и субтерминально. Имеются пигментированные виды. В основном анаэробные, но возможны факультативные формы. В порядок входят два семейства.

Семейство Endosporaceae включает грамотрицательные клостридии; споры расположены центрально или субтерминально. В этом семействе два рода: Endosporus — подвижные формы и Paraplectrum — неподвижные, образуют капсулу. Семейство Clostridiaceae включает грамположительные клостридии. Споры центральные или субтерминальные. Подразделяется на три рода: Inflabilis — неподвижные формы, Welchia — неподвижные капсулированные палочки, Clostridium — подвижные формы.

Порядок Plectridiales. Подвижные и неподвижные, грамположительные и грамотрицательные палочки. Споры образуются терминально. Порядок подразделяется на два семейства.

Семейство Terminosporaceae — грамотрицательные плектридии. Семейство состоит из двух родов: Terminosporus — подвижные и Caduceus — неподвижные формы.

Семейство Plectridiaceae — грамположительные плектридии. В этом семействе два рода: Plectridium — подвижные и Acuformis — неподвижные организмы.

Порядок Sporovibrionales включает спорообразующие подвижные анаэробные бактерии с изо-

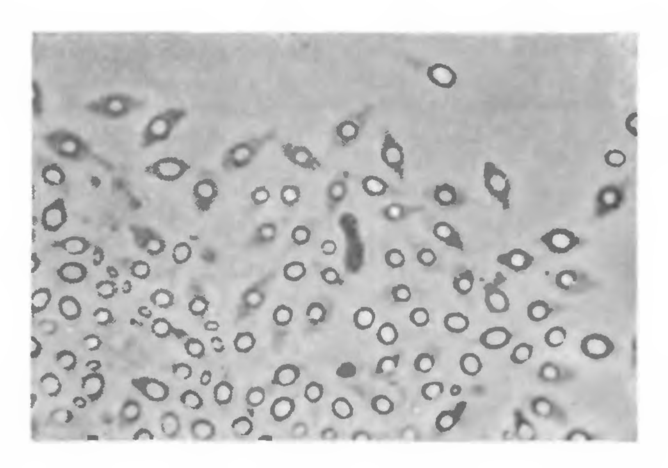


Рис. 64. Сульфатредуцирующая спороносная бактерия. Клетки при спорообразовании раздуваются. Увел. ×2700.

гнутыми (вибрионоподобными) грамотрицательными клетками. Большинство из них способно восстанавливать сульфаты и нитраты.

В этом порядке одно семейство — Sporovibrionaceae. В него входит один род — Sporovibrio, объединяющий четыре вида спорообразующих анаэробов. Один из этих видов — Sporovibrio ferrooxydans — не восстанавливает сульфатов, а железо окисляет в гидрат железа.

По Кэмпбеллу и Постгейту, все спорообразующие анаэробы, обладающие постоянной способностью восстанавливать сульфаты, были выделены в новый род — Desulfotomaculum. В него входят облигатные анаэробы с грамотрицательными, прямыми или изогнутыми палочками, раздувающимися у термофильных форм. Споры формируются терминально или субтерминально. Бактерии подвижные, жгутикование перитрихиальное, восстанавливают сульфаты до сульфидов. Обладают цитохромами (класс протогеминов). Состав ДНК колеблется в пределах 41,7—49,2 мол.% Г+Ц.

Неспоровые сульфатредуцирующие бактерии из рода Desulfovibrio четко отличаются от спорообразующих по проценту Г+Ц в ДНК, наличию пигмента десульфовиридина и цитохрома, монотрихиальным жгутикованием и отсутствием спорообразования.

Род Desulfotomaculum включает четыре вида. D. nigrificans — типовой вид. Споры овоидные, субтерминальные. Бактерии могут расти без сульфатов на среде с пируватом. Глюкозу и другие углеводы не используют, термофильные. Температурный оптимум 55° С. Процент Г+Ц в ДНК 49,2.

D. ruminis. Споры овоидные, терминальные или субтерминальные. Бактерии способны расти без сульфатов на среде с пируватом. Глюкозу и другие углеводы не сбраживают, мезофилы, Г + Ц в ДНК — 49,2%.

D. orientis. Споры круглые, могут располагаться в клетках центрально, эксцентрально и терминально. Глюкозу и другие углеводы бактерии не сбраживают, не растут на средах с пируватом без сульфатов, мезофилы. Процент Г+Ц в ДНК 45,1.

Японские авторы описали еще один вид спорообразующих сульфатредуцирующих бактерий — D. antarcticum. Споры этих бактерий овоидные, располагаются в клетках центрально или терминально. Нуклеотидный состав ДНК неизвестен. Этот вид отличается от других видов рода Desulfotomaculum способностью использовать глюкозу и разжижать желатин.

АЭРОБНЫЕ СПОРООБРАЗУЮЩИЕ БАКТЕРИИ. РОД БАЦИЛЛЮС (BACILLUS)

Аэробные спорообразующие бактерии составляют довольно обширную группу микроорганизмов. Они широко распространены в природе и играют большую роль в разнообразных биологических процессах. С использованием этих бактерий в промышленности освоено производство ценных ферментов, антибиотиков, органических кислот и других соединений.

Среди этой группы бактерий имеются и патогенные для человека и животных формы. В этом отношении особенно тщательно изучен сибиреязвенный бацилл. Имеются данные о фитопатогенных свойствах отдельных видов спорообразующих бактерий, обусловливающих развитие гнили и других поражений у растений.

Некоторые виды спорообразующих бактерий являются возбудителями болезней полезных насекомых.

Образуя единственные в своем роде покоящиеся формы организмов — споры, эти бактерии служат объектом многочисленных исследований для выяснения природы ана- и парабиотического состояния живой материи. С другой стороны, благодаря образованию спор, обладающих среди известных форм живых организмов наиболее высокой устойчивостью к неблагоприятным воздействиям внешней среды, спорообразующие бактерии представляют собой основной фактор биологического разрушения пищевых продуктов и различных других материалов.

Борьба со спорообразующими бактериями является одной из главных практических задач в консервной промышленности, при консервации крови и многих других процессах хранения и переработки сельскохозяйственных и пищевых продуктов.

Спорообразующие бактерии распространены повсеместно — в воздухе, водоемах, на рас-

тительных и животных остатках и других естественных субстратах.

Благодаря способности образовывать споры, обладающие большой устойчивостью к внешним воздействиям, спорообразующие бактерии остаются жизнеспособными при самых неблагоприятных условиях. Эти формы микроорганизмов выдерживают резкие колебания температуры, отсутствие влаги и воздуха, действие различных химических соединений, обычно губительно влияющих на живые организмы. Поэтому среди бесчисленного множества самых различных форм микроорганизмов спорообразующие бактерии являются наиболее устойчивыми и приспособленными к изменениям среды. Часто при анализе разных субстратов, подвергшихся неблагоприятным воздействиям, единственными представителями микробов бывают зародыши спороносных бактерий — споры.

Таким образом, спороносные бактерии имеют по сравнению с другими формами микробов большие возможности приспосабливаться к тем или другим условиям среды.

Спорообразующие бактерии распространены в морях и океанах, включая их глубокие слои и арктические воды. Работами А. Е. Крисса, С. И. Кузнецова и других советских ученых установлено распространение разнообразных видов спорообразующих бактерий в водоемах и их участие во многих биологических процессах среды своего обитания.

Большинство видов спорообразующих бактерий, подобно другим микроорганизмам, в основном обитает в почве. Однако не все почвы богаты спороносными бактериями. Содержание их в одной и той же почве различно в зависимости от окультуренности почвы, метеорологических, сезонных изменений и многих других факторов.

Почвы разных типов или возраста содержат неодинаковое число спорообразующих бактерий. Значительная часть таких бактерий обитает в бурых, сероземных, пустынных почвах, характеризующихся малым содержанием органического вещества. В богатых перегноем почвах спорообразующих бактерий сравнительно мало, например в арктических, дерново-подзолистых, лесных и горнолуговых.

Наряду с изменениями в общем (валовом) содержании спорообразующих бактерий особенно большие различия отмечаются в их видовом составе. В одних типах почв преобладают одни виды, в других — другие.

Фундаментальными работами в области экологии аэробных спорообразующих бактерий явились исследования Е. Н. Мишустина и его сотрудников. Были выявлены определенные закономерности распространения в почве отдельных видов спороносных бактерий. Так, установлено, что в биологических процессах, протекающих в почве, неспороносные бактерии связаны с превращениями гумуса на первых стадиях его минерализации, и поэтому по соотношению числа спороносных и неспороносных бактерий можно судить об интенсивности минерализации органического вещества в почве. Были выявлены характерные группировки спорообразующих бактерий, свойственные определенным почвенным типам и эколого-географическим зонам.

На основе этих работ развились представления о показательных свойствах спорообразующих бактерий, отражающих почвообразовательный процесс, и описаны доминантные и типичные группы этих организмов для отдельных почвенно-климатических зон.

Закономерности эколого-географического распространения в почве различных видов спорообразующих бактерий достаточно рельефно обнаруживаются и по вертикальной зональности — при обследовании горных районов с большим разнообразием типов почвы, растительных формаций и климатических условий. С увеличением высоты в горах содержание и состав бактерий претерпевают закономерные изменения, в общем подобные тем, которые отмечаются при обследовании разных типов почв по широтной зональности.

Таким образом, изучение эколого-географического распространения спорообразующих бактерий выявляет специфику микробного населения различных типов почв и подтверждает учение В. В. Докучаева о зонах природы, горизонтальной и вертикальной зональности почвенного покрова.

Общее количество и видовой состав спорообразующих бактерий в почве подвержены большим изменениям в зависимости от ее влажности и температуры.

При повышении влажности почвы после обильного дождя отмечается интенсивное размножение неспороносных бактерий. Их массовое развитие приводит к угнетению роста и развития спороносных бактерий. Их количество в почве может уменьшиться. Такое явление наблюдается при влажности почвы в пределах 50—60% и более от полной влагоемкости. При умеренной влажности, в особенности в несколько подсохшей почве, количество спороносных бактерий увеличивается, а число неспороносных бактерий значительно уменьшается.

Много разнообразных спорообразующих бактерий обнаруживается в почвах со сравнительно высоким температурным режимом. Обильны бактериями почвы южных районов, а на севере и в почвах полярного круга их сравнительно

мало. Значительный перегрев почвы на юге губительно действует на неспороносные бактерии, в то время как споровые формы переносят его хорошо.

У хорошо известного вида спорообразующих бактерий — Bac. mycoides установлено наличие эколого-географических разновидностей, характерных для отдельных почвенно-климатических зон. Выявлено, что у культур этих бактерий с удалением от севера к югу положение оптимальной и максимальной температур развития соответственно повышается. Южные культуры бактерий интенсивнее размножаются и обладают гораздо более высоким осмотическим давлением в клетках, нежели северные. У других видов спороносных бактерий такой приспособительной реакции к температурным условиям среды не отмечено.

Своеобразие эколого-географических условий приводит к расселению отдельных видов и разновидностей спорообразующих бактерий в определенных типах почв. Так, установлено очаговое распространение в красноземах неестественных, правозавитых, или так называемых инверсивных, форм Bac. mycoides. В солончаках обнаружены особые, галофильные разновидности спорообразующих бактерий, приспособившиеся к жизни в среде с высокой концентрацией солей. На питательных средах с небольшими концентрациями минеральных солей эти культуры развиваются очень слабо.

Растительный покров оказывает значительное влияние на количественный и качественный состав спорообразующих бактерий в почве.

В почве, непосредственно прилегающей к корням растений (ризосфера), основная масса микробов представлена неспороносными бактериями. Споровых форм здесь очень мало. Однако на разлагающихся растительных остатках, которых много в почве осенью, спорообразующие бактерии обнаруживаются в значительном количестве.

Многие виды спорообразующих бактерий активно продуцируют ферменты, разлагающие обычно трудно разрушающиеся растительные остатки. Благодаря деятельности микроорганизмов почва обогащается ценными питательными веществами и освобождается от многих вредных организмов и продуктов.

Возделывание в течение ряда лет одной и той же культуры может значительно изменить качественный состав спорообразующих бактерий в почве. Сдвиги в видовом составе споровых бактерий отмечаются при многолетнем культивировании люцерны и хлопчатника. В севооборотах эти различия несколько стираются, однако для микробиологических исследований как споровых, так и других форм бактерий в разных почвах знание истории поля обязательно. Накопление в почве спорообразующих бактерий-антагонистов оказывает благотворное действие на ее оздоровление, приводя к снижению в почве количества болезнетворных микробов.

Установлена ведущая роль спороносных бактерий в более глубоких стадиях распада веществ в компостах и других органических соединений почвы. Обработка почв и агрохимические мероприятия, приводящие к уменьшению содержания подвижного органического вещества в почве, сопровождаются повышением содержания бациллярной флоры. Подобное явление отмечается и при длительном использовании минеральных удобрений. Количество спорообразующих бактерий повышается в нижних слоях почвы.

Сравнительно высокое содержание в почве спор бактерий является отражением определенной стадии в развитии этих организмов и не может свидетельствовать о неактивности спороносных бактерий.

О спорах бактерий, их химическом составе и структуре, процессах образования и прорастания подробно было рассказано в предыдущей главе. Здесь же мы остановимся на отличительных чертах, характерных для аэробных спорообразующих бактерий.

Поверхность наружной оболочки спор разнообразна у аэробных бактерий: либо гладкая, либо с выростами, выступами и почками. Оболочка составляет значительную часть споры. Основными ее компонентами являются белки (60—90%) и липиды. Состав аминокислот в белках оболочки неодинаков у бактериальных спор разных видов, однако бóльшая часть цистина, содержащегося в значительном количестве в спорах, обнаруживается именно в оболочке.

Под оболочкой располагается кора споры (рис. 65), состоящая в основном из муреина, который является нерастворимым структурным материалом коры.

В течение многих лет покоящаяся спора рассматривалась как почти инертное тело, обладающее несколькими ферментами или вовсе лишенное их. Некоторых ферментных систем, имеющихся в вегетативной клетке, например цитохромов и ферментов цикла трикарбоновых кислот, ничтожно мало в споре. Это указывает на то, что в спорах аэробный энергетический метаболизм осуществляется иным путем, чем в клетках. Аналогичные ферменты спор и вегетативных клеток в спорах более термоустойчивы.

Споры аэробных бактерий обладают различной термоустойчивостью, что обусловлено как видовыми особенностями, так и условиями их образования. Установлено, что споры, обра-

зующиеся при высокой температуре, а также полученные на средах с высоким содержанием кальция, парааминобензойной кислоты и некоторых жирных кислот, более жароустойчивы.

Споры более устойчивы, чем вегетативные клетки, от которых они образовались, к воздействию проникающей радиации, ультразвука, гидростатического давления, замораживания, разрежения и др. Устойчивость спор к кислотам и щелочам во многом зависит от их принадлежности к различным видам бактерий. Споры некоторых культур бактерий остаются жизнеспособными даже при кипячении в концентрированной соляной кислоте в течение 20 *мин*. При этом резистентность спор во много раз повышается при их обезвоживании.

К спиртам и другим органическим растворителям устойчивость спор намного выше, чем у вегетативных клеток. Споры менее устойчивы к действию алкилирующих агентов. При воздействии комплекса определенных ферментов удается достигнуть растворения спор.

Механизм устойчивости спор к действию высокой температуры, проникающей радиации и других физико-химических факторов полностью еще не выяснен. Термоустойчивость спор объясняется наличием кальция, дипиколиновой кислоты и в некоторой степени диаминопимелиновой кислоты. Эти вещества определяют в значительной мере и резистентность спор к действию радиации. Полагают, что споры содержат комплекс особых веществ, подобных хелатным соединениям, которые предохраняют жизненно важные структурные элементы от губительного воздействия физико-химических факторов.

Важным фактором, приводящим к образованию спор, является отсутствие для данного вида аэробных бактерий благоприятных условий для роста и развития. Способствует спорообразованию обеднение питательной среды.

У аэробных бактерий анаэробные условия выращивания подавляют как спорообразование, так и рост. Спорообразование аэробных бактерий протекает лишь в условиях доступа кислорода. Интенсивность споруляции подавляется в разной степени при выращивании бактерий в неблагоприятных условиях — при температуре выше оптимальной или реакции среды менее подходящей для обильного развития. Неблагоприятные условия роста, ускоряющие споруляцию бактерий, как правило, не обусловливают обильного «урожая» спор.

Разные виды аэробных бактерий отличаются расположением и формой спор. Эти признаки имеют важное систематическое значение. У некоторых видов расположение спор строго определенное — центральное, околоконцевое и концевое. У других видов не наблюдается строгой локализации.

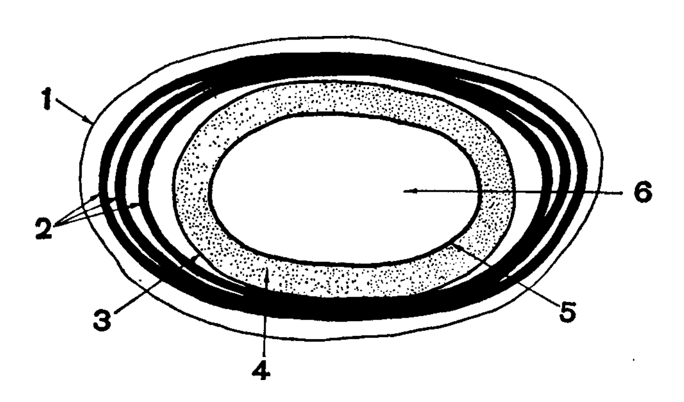


Рис. 65. Схематическое изображение строения споры: *1* — экзоспориум; *2* — слои споровой оболочки; *3* — внешняя мембрана споры; *4* — кора; *5* — внутренняя мембрана споры; *6*—сердцевина.

Высокое содержание в питательной среде источников азотного и углеродного питания, обеспечивающих максимальный рост бактерий, может подавлять индукцию спорообразования. Так, потребность в глюкозе — основном энергетическом источнике вегетативного роста аэробных бактерий — является несущественной для спорообразования некоторых видов, а в отдельных случаях она угнетает процесс споруляции. Культуры определенных видов бактерий более интенсивно спорулируют при уменьшении в среде аланина, валина, лейцина и изолейцина. У других бактерий отсутствие в среде лейцина и серусодержащих аминокислот угнетает спорообразование.

Интенсивность процесса образования спор в значительной мере обусловлена наличием в среде минеральных солей, содержащих ионы кальция, магния, калия, марганца, железа, цинка, меди и некоторых редких металлов (кобальта, лития, кадмия, никеля). Оптимальная концентрация минеральных солей и металлов различна в зависимости от вида выращиваемой культуры бактерий, условий ее роста. Роль минеральных солей и отдельных ионов металлов настолько велика, что в их отсутствии спороношение может вовсе не наблюдаться. Изменения концентраций их в питательной среде могут оказать иногда резко различное действие.

Спорообразование отдельных культур бактерий настолько зависит от наличия минимальных концентраций некоторых металлов, что эта особенность используется в аналитических целях.

Роль минеральных солей различных металлов в образовании бактериальных спор установлена недавно, и многие вопросы механизма

их действия пока не выяснены. Полагают, что их специфическое действие связано с активированием различных ферментативных систем. Значение таких элементов, как кальций, заключается также и в том, что они способствуют образованию разнообразных низкомолекулярных веществ в спорах, обеспечивающих их термостабильность.

Сравнительно слабо изучено влияние на образование спор различных витаминов и других ростовых веществ. Некоторое усиление этих процессов отмечено под влиянием парааминобензойной и фолиевой кислот.

В результате всестороннего изучения биохимии спорообразования показано, что при споруляции не образуются новые ферментные системы. Аналогичные ферменты, обнаруживаемые в вегетативной клетке и споре, имеют одинаковые молекулярный вес, аминокислотный состав и другие физико-химические свойства. Теплоустойчивость ферментов спор вызвана присутствием в них ионов кальция, марганца и других металлов.

Данные исследований свидетельствуют о том, что природа и функция ферментативного аппарата, осуществляющего синтез белков в споре и материнской вегетативной клетке, одинаковы. Основной системой транспорта электронов в спорах является растворимая флавопротеиноксидаза. При споруляции выявлена высокая активность ряда ферментов, например аргиназы, некоторых нуклеаз. Основная масса белков споры синтезируется заново в период споруляции. Одновременно отмечается процесс распада белков, причем многими авторами обнаружена тесная взаимосвязь протеолитической активности с функцией спорообразования у бактерий. Из вновь синтезированных белков лишь незначительная часть используется для создания структурных элементов споры. В целом споруляцию можно охарактеризовать как процесс интенсивного распада белков и всех основных типов РНК материнской клетки с одновременным образованием новых белковых компонентов.

Различия в составе белков споры и вегетативной клетки выявляются серологическими методами. По антигенной структуре спорулирующая и аспорогенная формы культур одного и того же вида различны. Не установлено существование какого-либо антигена, общего для спор бактерий разных видов. Наоборот, по антигенной структуре имеется достаточно отчетливая дифференциация между спорами разных видов.

В способе прорастания споры и продолжительности процесса также отмечается определенное постоянство, характерное для различных видов бактерий.

Старые споры прорастают в течение более длительного периода, чем молодые. Время прорастания молодых спор является довольно постоянным у различных бактерий и может служить видовым признаком. Если перенести только что сформировавшиеся споры в благоприятную питательную среду, то прорастание их начинается не сразу, а по истечении 2—3 *ч*.

Установлено, что на начальной стадии прорастания спор происходит выделение в среду так называемого экссудата прорастания, характеризующегося специфическим поглощением ультрафиолетовых лучей. Вещество это было выделено и идентифицировано как кальциевая соль дипиколиновой кислоты (пиридин — 2,6-дикарбоксиловая кислота). Дипиколинат кальция составляет приблизительно половину сухой массы экссудата прорастания, что соответствует 15% от общей сухой массы покоящихся спор. Остальная часть экссудата прорастания представлена свободными аминокислотами, высокомолекулярными и низкомолекулярными белковыми веществами. Обнаружено особенно большое количество недиализируемого гексозаминсодержащего пептида с молекулярным весом порядка 10 000, в состав которого входят диаминопимелиновая кислота, аланин, глютаминовая кислота и гексозамины. Условно это соединение названо ДАП-гексозаминпептид. Это соединение входит в состав оболочки спор, в отличие от дипиколиновой кислоты, обнаруживаемой внутри спор.

Среди факторов, способствующих процессу прорастания спор, большое внимание уделяется тепловой активации, действие которой более выражено при наличии в среде некоторых химических соединений. Тепловая активация достигается предварительным кипячением суспензии спор при 97—100° С в течение 10—15 *мин* или при 65° С в течение 2 *ч*. Иногда этот эффект достигается при обычной пастеризации. Тепловая активация прорастания спор носит общий характер для разных видов спороносных бактерий, хотя она более специфична для аэробов, чем анаэробных видов. Обычно тепловое воздействие усиливает и ускоряет прорастание спор в течение короткого промежутка времени. Действие подобной обработки спор, как правило, преходяще, хотя при этом отмечается и некоторое изменение условий, необходимых для течения процесса прорастания спор. Так, для лучшего прорастания спор сенного бацилла без предварительной тепловой обработки необходимо присутствие в среде *L*-аланина, аденозина, глюкозы и тирозина, тогда как после тепловой обработки оптимальные условия прорастания спор обеспечивают наличие лишь глюкозы и аденозина. Установлено также, что сохранение в течение длительного

времени спор при 37° С после их тепловой активации ведет к деактивации. Тепловая обработка этих спор после длительного хранения вновь ведет к реактивации прорастания.

Имеются данные о некотором активирующем влиянии на прорастание спор умеренного воздействия ультразвука.

Исследования последних лет показали, что интенсивность прорастания спор специфически повышается в присутствии некоторых веществ, в первую очередь *L*-аланина, пуриновых нуклеозидов и глюкозы. Иногда необходимо наличие, помимо *L*-аланина, ряда других аминокислот. Из рибозидов наиболее эффективным оказался аденозин.

Аланин является наиболее специфическим активатором процесса прорастания спор из всех известных соединений, обладающих подобным действием.

Оптимальные условия для прорастания спор анаэробных бактерий несколько более сложны, хотя факторы, активирующие процессы прорастания спор аэробных видов, и в этом случае оказывают активирующее действие.

Наряду с активаторами выявлен ряд веществ, угнетающих процесс прорастания спор. Прорастание спор у аэробных видов угнетается в присутствии оксина, некоторых мышьяковистых соединений, углекислого натрия, высоких концентраций ряда аминокислот — глицина, метионина, цистеина и валина. Характерно угнетающее действие *D*-аланина в отличие от *L*-аланина.

Механизм активирующего и угнетающего действия ряда факторов на прорастание спор остается неясным. Одни авторы приписывают активаторам определенную роль в процессах деполимеризации различных составных элементов в спорах, высвобождении и активации ряда ферментных систем, обусловливающих начало прорастания спор. Другие считают их энергетически активными соединениями, стимулирующими биохимические процессы в момент прорастания спор.

Обычно не все споры, вносимые в благоприятную среду, прорастают сразу. Некоторое их количество остается непроросшими в течение различного времени, не теряя, однако, своей жизнеспособности. Установлено, что при длительном хранении процент прорастающих спор постепенно снижается. Причина этого явления и природа подобных «дремлющих» спор остаются неясными.

В покоящейся споре имеются ферментные системы, выявляемые лишь после их активации под влиянием определенных факторов и химических соединений, которые, однако, исключают прорастание спор. К таким системам относятся прежде всего окислительные ферменты. Активация их достигается обработкой спор незначительными количествами *L*-аланина, аденозина и некоторыми другими веществами, а также кипячением или пастеризацией суспензий спор. Перевод неактивной ферментной системы в активную без признаков прорастания спор считается первым этапом биохимических изменений в спорах, ведущих в дальнейшем к началу процесса их прорастания. Полагают, что под действием активаторов дипиколиновая кислота, связывающая окислительные и другие ферменты, подвергается деполимеризации с освобождением ферментных систем.

С помощью высокочувствительного микрореспирометра у бактериальных спор установлена дыхательная активность.

При изучении химического состава клеточной стенки спор различных видов аэробных бактерий обнаружены характерные различия в содержании ДАП-гексозаминпептида и других веществ — полисахаридов, липидов. ДАП-гексозаминпептид высвобождается из стенки спор под действием литического агента, уподобляемого по своим свойствам лизоциму.

Классификация аэробных спорообразующих бактерий

По современным представлениям, аэробные спорообразующие бактерии, или бациллы, объединяются в отдельный род Bacillus семейства Bacillaceae. Этот род, включающий много разнообразных видов, имеет ряд характерных особенностей и отличается от других бактериальных организмов комплексом морфолого-физиологических признаков, из которых наиболее важными являются палочковидная форма клеток, способность образовывать эндоспоры, потребность в свободном кислороде для роста.

Общая краткая характеристика объединяемых в род бацилл аэробных спорообразующих бактерий сводится к следующему.

Бациллы — свободноживущие, одноклеточные, нефотосинтезирующие, аэробные, палочковидные клетки, образующие типичные эндоспоры. Относятся к гетеротрофным организмам. Размножаются поперечным делением клеток. Ветвление и почкование клеток как способ размножения не отмечены. Поперечный размер клеток варьирует в пределах 0,4—2 *мкм*. Вегетативные клетки имеют вид прямых или слабоизогнутых палочек с параллельными сторонами и округлыми концами, которые в редких случаях резко обрезанные.

Расположение клеток различное — от одиночных до длинных цепочек. За исключением сибиреязвенного бацилла, бактерии этого рода подвижные, снабжены перитрихиально расположенными жгутиками.

Большинство видов является грамположительными бактериями, часть — грамвариабильными. Клетки хорошо окрашиваются обычными анилиновыми красками. Ни один представитель рода не является типично кислотоустойчивым организмом. У многих видов отмечается наличие внутриклеточного жира, гликогена, волютина и других включений. Капсула встречается лишь у сибиреязвенного бацилла и некоторых других видов при специфических условиях роста.

В бактериальных клетках в общем количестве оснований ДНК 32—65 мол.% гуанина и цитозина.

Большинство видов, исключая некоторые, главным образом энтомопатогенные, формы, хорошо растет на мясопептонном агаре (МПА) при реакции среды, близкой к нейтральной. Отдельные виды развиваются в щелочной среде и требуют особых источников азота или углерода.

Культуральные особенности видов, выросших на разных средах, резко различны. На твердых питательных средах образуются колонии от 1—2 до 5 *мм* и более в диаметре: гладкие, зернистые, пленчатые, складчато-морщинистые и сухие, слизеобразующие и пастообразные с характерной структурой края. При развитии на жидких средах обнаруживается тенденция к образованию поверхностной пленки.

Встречаются виды, образующие на поверхности агаризованных сред подвижные колонии.

Большинство видов бактерий активно продуцируют ферменты, гидролизующие белки, крахмал и другие субстраты. Многие виды обладают антагонистическими свойствами и вырабатывают антибиотики полипептидной природы. Отдельные виды нуждаются в присутствии витаминов, аминокислот и других дополнительных факторов роста. Кислоту и газ продуцируют лишь бактерии некоторых видов, все остальные при росте на углеводах образуют одну кислоту. Оптимальная температура роста обычно варьирует в пределах 30—40° С. Встречаются виды, развивающиеся при температуре ниже 12° С и выше 50° С.

Некоторые аэробные бактерии — возбудители болезней. Bac. anthracis вызывает сибирскую язву у человека и животных; Bac. larvae — возбудитель американского гнильца медоносной пчелы; Bac. alvei и Bac. pulvifaciens трактуются как организмы, играющие определенную роль в болезнях пчел; Bac. popilliae и Bac. lentimorbus — возбудители молочной болезни японского жука; некоторые виды группы Bac. cereus-thuringiensis вырабатывают специфические энтомоцидные токсины.

Классификация видов аэробных спорообразующих бактерий разработана недостаточно полно. Одной из причин этого является ограниченность различий во внешних признаках бактерий. Известно, что большинство видов различаются между собой малозначимыми признаками строения и развития клеток, по форме колоний, а также физиологическим признакам. Многие вопросы биологии спороносных бактерий требуют глубоких исследований.

Хорошо изучены только те виды, которые имеют практическое значение (патогенные, бродильные формы, продуценты различных антибиотиков, ферментов и т. д.). Вопросы систематики спорообразующих бактерий изучались специалистами прикладных наук для диагностических целей, в основном санитарно-гигиенического назначения.

Для выделения бактерий в самостоятельные виды одни авторы считают решающими ферментативные свойства организмов, другие — морфологические и культуральные признаки, третьи — цитологические особенности бактериальной клетки и т. д. Во всех подобных случаях принципы систематики меняются по мере выявления новых особенностей в строении и физиологических свойствах организмов и использования их в качестве признаков видовой идентификации. Систематика разных видов спорообразующих бактерий отражает степень их изученности, а следовательно, должна развиваться и изменяться по мере накопления новых данных.

Вопросы систематики бактерий представляют исключительную важность для работ по изысканию и изучению образования разнообразных физиологически активных веществ микробного происхождения. Биологический вид представляет единство специфических морфологических и физиолого-биохимических признаков организма, определяющих все особенности его жизнедеятельности, распространения и взаимодействия с внешней средой. В связи с этим образование того или иного продукта жизнедеятельности, как и характерные биологические особенности, невозможно представить в отрыве от видовой принадлежности микроорганизма.

Работы в области систематики спорообразующих бактерий и определения их положения в мире микроорганизмов начались еще до открытия спор у бактерий. Термин Bacillus на разных этапах развития микробиологии использовался вольно для обозначения как спороносных, так и неспороносных бактерий. В сущности, подобное положение сохранилось до наших дней, и мы нередко затрудняемся не только идентифицировать описанные виды, но и установить их истинную принадлежность к спорообразующим бактериям. Многие спорообразующие бактерии именовались различными

авторами под родовыми названиями, которые в настоящее время служат обозначением родов неспороносных бактерий и других микроорганизмов, что еще более осложняет точное представление об описываемом организме.

Таксономия бактерий раннего периода в основном была конструктивной и имела диагностическое назначение. На этом этапе рассматривались подходы к созданию крупных систематических категорий.

По мере накопления фактического материала начали предпринимать попытки классификации по аналитическому принципу, учитывая родственные взаимоотношения микроорганизмов.

Систематика спорообразующих бактерий развивалась по мере эволюции взглядов на принципы дифференциации и идентификации микробных видов, а также усовершенствования методов морфолого-физиологического изучения бактерий.

Наиболее ранними в этом отношении были попытки микробиологов разграничить виды спорообразующих бактерий по морфологическим признакам, в частности по форме спор, способу их прорастания и т. п. Малозначимость этих признаков дифференциации и их неспецифичность привели к тому, что в дополнение к предыдущим описаниям было идентифицировано много новых видов, большинство из которых в последующем не были приняты или трактуются сейчас как синонимы других систематических категорий.

Широкое распространение спорообразующих бактерий в окружающей среде и их частое обнаружение в различных продуктах, особенно при порче, вызвали к ним определенный интерес. Первые работы по классификации этой группы бактерий были выполнены в основном представителями пищевой и санитарной микробиологии. При этом одни авторы основывались на морфологических признаках микроорганизмов, а другие — на физиологических.

Классификация, основанная на различиях в способности аэробных спорообразующих бактерий сбраживать субстраты, предусматривала подразделение этих организмов на три группы по способности сбраживать глюкозу и образовывать ацетилметилкарбинол. Согласно другой классификации, которую в настоящее время используют наиболее часто, данный род бактерий разделяется на три группы по соотношению поперечных размеров спор и вегетативных клеток. Группа I — наиболее обширная — включает виды спороносных бактерий, у которых не отмечается отчетливого раздувания спорангия в процессе образования спор. Группа II объединяет бактерии, образующие овальные споры, раздувающие спорангий. Группа III охватывает бациллярные виды, характеризующиеся округлыми или шаровидными спорами, раздувающими спорангий; объединяет редко встречающиеся виды спорообразующих бактерий.

Вопросы классификации различных видов аэробных спорообразующих бактерий разрабатывались многими отечественными авторами. Особенно тщательно были изучены морфолого-физиологические особенности отдельных групп и видов этих бактерий Е. Н. Мишустиным с сотрудниками. Данные этих исследований свидетельствуют о большом многообразии видов и экологических разновидностей спорообразующих бактерий в зависимости от мест их обитания, почвенно-климатической зональности и микробного ценоза разных типов почв.

В настоящее время для определения видов спорообразующих бактерий наряду с морфолого-физиологическими особенностями используют и многие другие признаки.

Важными критериями для определения и дифференциации бактерий являются отношение к действию специфичных фагов, агглютинация с гомологичными сыворотками к споровому, соматическому и жгутиковому антигенам, рост при высокой концентрации солей, различной температуре и т. п.

Многие отмеченные особенности применяются для внутривидового подразделения и выделения культур спороносных бактерий в отдельные разновидности, серотипы и другие мелкие систематические подразделения. В ряде случаев некоторые признаки служат основой для выделения культур спорообразующих бактерий в новые виды. Так, например, в качестве новых видов описаны психрофильные, развивающиеся при низкой температуре культуры спорообразующих бактерий. Подобным же образом выделены некоторые активные продуценты амилолитических и целлюлолитических ферментов. В литературе было описано много новых видов бацилл, патогенных для некоторых насекомых, растений и животных, что в большинстве случаев не подтвердилось в последующие годы.

Успехи в области создания счетно-вычислительной техники дали основу для быстрой математической обработки данных по родству и отдаленности организмов. Применение этой техники в бактериальной таксономии получило название числовой таксономии и было введено в микробиологию в последние годы. Числовая таксономия рассматривает группирование и идентификацию организмов с учетом их подобия при анализе не менее чем 50—60 объективных признаков. Этот метод с разработкой схем подобия и разграничения уже использован рядом авторов для систематики различных видов спороносных бактерий.

Особого внимания заслуживает разработка новых подходов к трактовке вопросов филогенетической таксономии бактерий с помощью биохимических исследований. Наибольший интерес в этом отношении представляют попытки классификации бактерий с использованием новейших данных молекулярной биологии.

Биология аэробных спорообразующих бактерий

Клетки аэробных спорообразующих бактерий имеют палочковидную форму и в сравнении с неспороносными бактериями, как правило, более крупных размеров. Вегетативные формы спороносных бактерий обладают более слабым активным движением, хотя им присущи перитрихиально расположенные жгутики. Длина клеток вегетативных форм варьирует, особенно в зависимости от возраста культуры. У некоторых видов спороносных бактерий в старых культурах отмечается образование характерных полиморфных форм. Размеры и форма бактериальных клеток подвергаются значительным изменениям в процессе образования спор, что во многих случаях может служить дополнительным признаком для распознавания отдельных видов.

В молодых культурах содержимое клеток однородно, по мере старения гомогенность исчезает, появляется зернистость. При этом отмечается значительное накопление внутриклеточного жира, который выявляется при специфическом цитохимическом окрашивании в виде зерен различной формы. Количество и характер свободного внутриклеточного жира различны у разных видов спороносных бактерий и, по мнению ряда авторов, могут быть использованы для определения видовой и групповой принадлежности бактерий.

Форма и величина спор — постоянные признаки — имеют первостепенное значение при групповом и видовом разграничении спорообразующих бактерий. Немаловажное значение при этом придается соотношению поперечных размеров спор и клеток, а также локализации спор.

Спорулирующая клетка, или спорангий, у отдельных видов бактерий раздувается в месте расположения спор, если поперечник спорангия больше поперечника клетки. В зависимости от расположения спор, раздувающих спорангий, клетки принимают либо плектридиальную, либо клостридиальную форму.

Споры бактерий в благоприятных условиях прорастают, причем в характере прорастания отмечается постоянство, присущее определенным видам. Различают полярное и экваториальное прорастание спор. Как редкое исключение наблюдается косое прорастание. Сказанное относится к спорам продолговатой формы. Наблюдения показали, что некоторые виды бактерий имеют строго определенный тип прорастания спор; у отдельных видов наблюдаются и отклонения. Помимо места, откуда происходит прорастание, для различных видов характерными являются отдельные цитологические изменения, происходящие в процессе прорастания и сбрасывания (разрывания или пробивания) оболочки споры. Эти особенности прорастания спор впервые были отмечены в конце прошлого столетия И. И. Мечниковым.

Для различных видов спороносных бактерий характерны культуральные особенности роста на питательных средах. При росте на твердых средах на поверхности образуются своеобразные скопления клеток в виде отдельных бактериальных колоний. Строение колоний зависит от состава питательной среды и условий культивирования, особенностей биохимической деятельности и химического состава бактерий, интенсивности их роста, особенностей движения после деления.

Форма поверхности колоний спорообразующих бактерий самая разнообразная: гладкая жирноблестящая, плоская зернистая или крупинчатая, пленчатая влажноблестящая, сухая мучнистая, складчато-морщинистая и т. п. Один и тот же вид спороносных бактерий образует на средах различного состава разнообразные колонии. Поэтому при описании культуральных особенностей выращиваемых бактерий строго придерживаются определенного состава питательных сред и условий выращивания.

Для большинства спорообразующих бактерий очень подходящи среды, содержащие усвояемые углеводные и сложные органические соединения. С этой целью успешно могут быть использованы мясо-пептонный агар с глюкозой, сахарозой (1—2%), сусло-агар и т. п. Некоторые виды спорообразующих бактерий образуют на твердых питательных средах подвижные колонии. Природа этого явления пока недостаточно изучена, но показано, что оно связано с усиленной подвижностью клеток и некоторыми физико-химическими особенностями питательной среды.

Важным диагностическим признаком для определения видов спороносных бактерий является строение края колоний. Одни виды образуют колонии с ризоидными, бахромчатыми и ветвистыми краями, другие — с гладкими округлыми или бугристыми, грубо волнистыми. Подобные особенности в ряде случаев удается подметить невооруженным глазом, но особенно хорошо они выявляются при микроскопии с небольшим увеличением.

Консистенция бактериальных колоний весьма разнообразна. Культуры группы картофельного и сенного бацилла характеризуются образованием плотных, вросших в агар, сухих морщинистых колоний. У других видов бактерий колонии пастообразные или слизеобразующие, гладкие.

Образование пигментов у спорообразующих бактерий отмечается сравнительно редко. Некоторые культуры бактерий при росте на белковых средах приобретают бурую пигментацию, диффундирующую в субстрат. Подобное окрашивание не связано с образованием пигмента, а вызвано продуктами распада сложных органических соединений.

При культивировании сибиреязвенного бацилла на жидких средах отмечается выделение пигментов красного и бурого цвета. У отдельных культур сенного бацилла и некоторых других видов наблюдается образование красного пигмента, который был идентифицирован как пульхеримин и пульхериминовая кислота.

При росте на жидких питательных средах одни виды спороносных бактерий образуют поверхностную пленку, другие — нет. Культуры Bac. mycoides образуют характерную паутиновидную пленку, которая в пробирке располагается в форме конуса основанием вверх. Культуры бактерий, характеризующиеся образованием поверхностной пленки, при потере спорообразования лишаются этой способности.

Культуральные особенности роста различных видов спорообразующих бактерий, равно как и других микроорганизмов, отражают их характерные физиолого-биохимические свойства, особенности деления, размножения и расположения клеток. Отличительные особенности распределения клеток в процессе их размножения в колониях бактерий наиболее четко выявляются при наблюдении в сканирующем микроскопе (табл. 37).

Аэробные спорообразующие бактерии относятся к гетеротрофам, т. е. к микроорганизмам, нуждающимся в готовых органических соединениях. Для огромного большинства спорообразующих бактерий лучшими источниками азотного питания являются белки и аминокислоты сложных органических соединений. На средах с минеральными соединениями азота большинство этих бактерий развивается слабо.

Спорообразующие бактерии обладают активными протеолитическими ферментами. Они разлагают сложные белковые соединения на аминокислоты, а затем и на более простые азотистые вещества и аммиак. Способность спорообразующих бактерий к энергичному разложению сложных органических соединений до простых продуктов распада стала основой для физиологической характеристики этой группы бактерий как активных аммонификаторов.

Однако различные виды спорообразующих бактерий по-разному относятся к источникам азотистого питания. Так, например, культуры группы сенного и картофельного бацилла более энергично сбраживают углеводы с образованием разнообразных промежуточных соединений. Для наиболее распространенных видов спорообразующих бактерий лучшими источниками азотного питания оказались пептон, гидролизат казеина, автолизат дрожжей и мочевина.

Среди почвенных аэробных спорообразующих бактерий имеются виды, которые довольно хорошо развиваются на безазотистой среде. К ним относятся олигонитрофильные бактерии, обладающие способностью усваивать атмосферный азот. Эти микроорганизмы характеризуются слабой азотфиксирующей способностью, однако их накопление в почве может значительно содействовать обогащению ее азотом. В этом отношении всестороннее изучение данной группы микроорганизмов представляет большое значение для повышения плодородия почв.

Большинство видов спорообразующих бактерий, широко распространенных в почве, обладает способностью использовать в качестве источника азота нитраты. Благодаря этому они вызывают процессы восстановления нитратов (денитрификацию) и переводят их в состав органических азотистых соединений. Таким образом, спорообразующие бактерии усваивают азот из различных источников в неодинаковой степени. Одни предпочитают аммонийный азот, другие — азот аминокислот; многие хорошо потребляют азот нитратов, тогда как некоторыми он не усваивается или используется слабо.

Активная аммонифицирующая деятельность спорообразующих бактерий имеет важное значение для повышения плодородия почв. Некоторые авторы отметили заметное увеличение урожайности растений при внесении в почву активных аммонификаторов.

Спорообразующим бактериям принадлежит важная роль в превращениях фосфора. Многими авторами было показано, что культуры различных видов спороносных бактерий активно переводят нерастворимые фосфорные соединения в растворимые. В Советском Союзе с применением культуры спорообразующих бактерий, активно минерализующей сложные органические соединения фосфора, было налажено промышленное производство бактериального удобрения — фосфобактерина. Этот препарат широко и успешно применялся для повыше-

ния урожайности многих сельскохозяйственных культур.

Установлено несколько механизмов разложения фосфорных соединений спороносными бактериями. В одном случае происходит растворение трикальцийфосфата, в другом — перевод фосфоритов в апатиты или фосфитов в фосфаты. Более распространенным является минерализация органофосфатов в результате ферментативной деятельности бактерий и выделения ими кислот. Результаты исследований показывают, что отмеченные свойства не приурочены к особым видам, обнаруживаются у культур многих видов и разновидностей спороносных бактерий, а также других микроорганизмов.

Отечественными авторами были выделены и изучены культуры спорообразующих бактерий, способные разрушать полевые шпаты, каолин и другие формы силикатов.

Среди спорообразующих бактерий обнаружены виды и разновидности, характеризующиеся выраженной специализацией биохимической активности. Так, культуры Bac. pasteurii обладают уреазной активностью и хорошо развиваются в сильно щелочной среде. Редкой формой бациллярных организмов является Bac. fastidiosus, который не способен усваивать сахара, аминокислоты, белковые и другие соединения. Бактерии этого вида потребляют лишь мочевую кислоту и аллантоин.

В качестве источника углеродного питания спорообразующие бактерии могут использовать как простые сахара, так и полисахариды. Из моносахаридов лучше всего они усваивают глюкозу, а из дисахаридов — сахарозу. Отношение разных видов спорообразующих бактерий к углеводам различное, что широко используется в исследованиях по систематике для определения видовой принадлежности микроорганизмов.

При развитии на простых сахарах, в особенности на глюкозе, спорообразующие бактерии синтезируют ряд продуктов — молочную, уксусную и пропионовую кислоты, ацетилметилкарбинол и т. п. Газообразование отмечается только у культур нескольких видов. Многие виды спорообразующих бактерий сравнительно хорошо усваивают различные органические кислоты и спирты.

В группе аэробных спорообразующих бактерий немало видов и разновидностей, которые для своего роста и развития нуждаются в различных витаминах, аминокислотах и других ростовых факторах. Так, для культур сибиреязвенного бацилла наряду с аминокислотами необходим тиамин. Культуры облигатных энтомопатогенных видов — возбудителей молочной болезни японского жука, американского гнильца медоносной пчелы и других болезней насекомых — нуждаются во многих аминокислотах и витаминах.

Культуры сапрофитных спорообразующих бактерий также в ряде случаев проявляют специфические потребности в витаминном и аминокислотном питании.

Наиболее характерной для подобных организмов является зависимость их роста и развития от наличия в среде тиамина, биотина, фолиевой и никотиновой кислот. В качестве обособленного нового вида описаны культуры спорообразующих бактерий, нуждающиеся в пантотеновой кислоте. Термофильным формам спороносных бактерий присуща более выраженная зависимость роста и развития от аминокислот, витаминов и других дополнительных факторов роста.

Спорообразующие бактерии — активные продуценты многих ферментов.

Бактерии группы сенного и картофельного бацилла обладают выраженной протеолитической и амилолитической активностью. В настоящее время культуры этих видов спороносных бактерий широко используются во многих странах для промышленной выработки амилазы и различных протеаз.

С давних времен в Японии большой популярностью пользуется национальное блюдо «натто», которое изготовляют из соевых бобов при их обработке культурой сенного бацилла.

Некоторые виды спорообразующих бактерий вырабатывают ферменты, разлагающие пектин и протопектин растений. Этим бактериям приписывается определенная роль в создании комковатой структуры почв и в образовании клубеньков у бобовых растений.

Выраженные ферментативные свойства некоторых видов спорообразующих бактерий обусловливают развитие гнилей и побурение плодов, фруктов и других растительных продуктов. При благоприятных условиях размножения некоторых видов бацилл — продуцентов фосфолипаз и других ферментов — вызывается порча пищевых продуктов, которые могут служить причиной гастроэнтеритов и других пищевых отравлений.

Среди бактериальных организмов группа аэробных спорообразующих бактерий известна своими сильно выраженными антагонистическими свойствами в отношении большого числа микроорганизмов. Спороносные бактерии можно поставить в один ряд с лучистыми грибками, пенициллами и аспергиллами, представляющими собой основные источники получения антибиотических веществ.

Подавляющее большинство антибиотиков бактериального происхождения выделено из груп-

пы спорообразующих бактерий. Первый антибиотический препарат — грамицидин — выделен из культуры спороносной бактерии. Советскими учеными был получен антибиотик грамицидин С, который успешно используется при лечении многих инфекций. Из различных видов бацилл получены антибиотики альвеин, бациллин, бацитрацин, лихениформин, субтилин, циркулин и др. Особый интерес вызвало открытие полимиксинов — антибиотиков бациллярного происхождения, которые оказались высокоактивными против грамотрицательных бактерий. В ряде стран организовано промышленное производство отдельных препаратов антибиотиков: полимиксина В, колистина, бацитрацина.

Кроме терапевтического использования, бацитрацин применяется в качестве стимулятора роста животных.

В настоящее время из различных видов спорообразующих бактерий выделено более 60 антибиотиков, из которых некоторые были испытаны в клинической практике. Однако антибиотики, полученные из спорообразующих бактерий, изучены недостаточно.

За некоторыми исключениями, антибиотики из спорообразующих бактерий представляют собой вещества белковой природы — полипептиды. Они состоят из различных аминокислот, причем наиболее характерным является то, что в состав полипептидных антибиотиков входят неестественные аминокислоты с правой оптической конфигурацией. Некоторые антибиотики полипептидной природы имеют сравнительно более простой состав и несложную формулу, представляя весьма удобную модель для изучения строения белка. С другой стороны, полипептидные антибиотики привлекают большой интерес биохимиков, так как эти вещества могут быть использованы при изучении одной из центральных проблем современной биологии — выяснении причин, обусловливающих специфичность биологически активного белка.

По механизму действия продуцируемые спорообразующими бактериями антибиотики разделяются на три группы. Группа эдеинов, представляющих собой пептиды с сильно основными свойствами, специфически подавляет синтез ДНК. Группа бацитрацинов и родственных им антибиотиков представляет собой циклические пептиды, которые угнетают синтез оболочки клеток. В обширную группу бациллярных антибиотиков включают грамицидины, полимиксины и родственные им соединения, которые специфически блокируют синтез структурных компонентов или функцию клеточной мембраны. Характерной особенностью этих антибиотиков является то, что они образуются после активного размножения бактерий в процессе спорообразования. Результаты генетических исследований свидетельствуют, что биосинтез бациллярных антибиотиков тесно связан с образованием протеазы, характерной для процессов спорообразования. Поэтому синтез антибиотиков отражает особенности биохимической дифференциации клеток спорообразующих бактерий.

Спорообразующие бактерии широко распространены в природе и играют большую роль в биологии почвы; изучение антагонистических свойств спороносных бактерий внесет много ценного в наши представления о роли антагонизма микробов в процессах самоочищения почвы, воды и других природных субстратов.

Энтомопатогенные аэробные спорообразующие бактерии

Спорообразующие бактерии, обладающие энтомопатогенным действием, относятся, как правило, к группе аэробных микроорганизмов. Имеются лишь единичные описания анаэробных энтомопатогенных спорообразующих бактерий. Энтомопатогенные аэробные спорообразующие бактерии можно условно подразделить на две группы: облигатные формы и факультативные.

В группу облигатных входят виды бактерий — возбудителей болезней насекомых, специфически приспособившихся к условиям обитания в организме насекомых. Например, Вас. popilliae и Вас. lentimorbus вызывают так называемую молочную болезнь японского жука; Вас. larvae — возбудитель американского гнильца медоносной пчелы.

Группа факультативных или условно энтомопатогенных спорообразующих бактерий весьма разнообразна по составу и включает большое число видов. Сюда относят ряд энтомофильных видов, часто встречающихся в микрофлоре насекомых и играющих важную роль в этиопатогенезе различных инфекций у насекомых, — Вас. alvei, Вас. orpheus, Вас. subrugosum и многие другие. Весьма условно могут трактоваться как факультативно энтомопатогенные микроорганизмы культуры широко распространенного вида Вас. cereus со многими разновидностями.

Особую группу составляют спорообразующие бактерии, объединяемые в вид Вас. thuringiensis, который включает многие разновидности спорообразующих бактерий, вырабатывающих особые энтомоцидные токсины кристалловидной природы. Эти бактерии используют для промышленного получения инсектицидных препаратов.

Наконец, как факультативно или, точнее, потенциально энтомопатогенные формы долж-

ны рассматриваться многие виды спорообразующих бактерий, которые вызывают гибель насекомых при проникновении в организм и развитии в их гемолимфе. В основе энтомопатогенного действия спорообразующих бактерий, развивающихся в полости тела насекомых, лежит неспецифический механизм действия, связанный с продуцированием ими ряда ферментов. Энтомопатогенное действие этих бактерий может быть обусловлено или образованием ряда физиологически активных соединений, например токсичных антибиотиков, или специфическими метаболитическими взаимодействиями с организмом насекомых.

Литература по энтомологии изобилует описаниями многих новых видов спорообразующих бактерий, трактуемых различными авторами как энтомопатогенные. В большинстве случаев при описании этих видов авторы руководствовались лабораторными наблюдениями над их патогенным действием на отдельных насекомых, а очень часто только тем, что эти микроорганизмы были выделены из погибших насекомых.

Трактовка культур как новых видов сопровождалась поверхностным изучением их, а малозначимые отличительные признаки рассматривались как основа для выделения их из известных видов бактерий.

Однако анализ фактического материала, накопленного в этой области, показывает, что, за исключением упомянутых выше облигатно энтомопатогенных форм и некоторых других видов, большинство описанных энтомопатогенных спороносных бактерий является представителями ранее описанных видов и разновидностей.

Группа облигатных энтомопатогенных бактерий — Bac. popilliae-lentimorbus, Bac. larvae — характеризуется общими признаками, принципиально важными для установления их родства. Все они морфологически близки — при развитии вегетативных клеток образуются споры, раздувающие спорангий; грамвариабильны. Культуры этих видов требуют для своего развития присутствия в среде аминокислот, тиамина и биотина, очень трудно растут на обычных лабораторных средах. Это указывает на более узкую биохимическую специализацию этих видов.

Культуры энтомофильных видов — Bac. alvei, Bac. para-alvei, Bac. pulvifaciens — примыкают к указанным видам по общим признакам. Бактерии этих видов также являются витаминзависимыми, хотя хорошо развиваются и на обычных белковых средах.

Вид Bac. orpheus (Bac. laterosporus) сравнительно мало изучен. Его систематическое разграничение основывается на своеобразном характере спорообразования, при котором зрелая спора практически представляет собой спорангий с остатком клетки, окаймляющей спору в виде полулуния. Подобное явление иногда обнаруживается и в культурах других видов.

Общепризнано биологическое и систематическое родство энтомопатогенных спорообразующих бактерий Bac. cereus, Bac. thuringiensis и многочисленных их разновидностей. Потеря способности образовывать энтомоцидные токсины лежит в основе отграничения Bac. thuringiensis от Bac. cereus. Бактерии этих видов имеют много общего по культуральным, морфологическим и физиологическим особенностям. Как правило, строго обязательной является потребность в присутствии аминокислот. Витаминзависимые штаммы обнаруживаются у отдельных разновидностей.

Паразитизм у энтомопатогенных бактерий сопровождается развитием у них биохимической дифференциации, выражающейся в более узкой специализации питания. Облигатные формы этих микроорганизмов характеризуются зависимостью от многих аминокислот, витаминов и других факторов роста, тогда как сапрофитные и условно патогенные энтомопатогенные виды, как правило, являются ауксоавтотрофными, т. е. не нуждаются в дополнительных факторах роста.

Культуры спорообразующих бактерий, объединяемые в вид Bac. thuringiensis, приобретают в настоящее время особо важное значение в связи с организацией на основе их использования промышленного производства высокоэффективных инсектицидов. Этот вид включает ряд разновидностей, отличающихся друг от друга морфолого-физиологическими особенностями, а также энтомопатогенной активностью к насекомым.

В настоящее время общепринятой является внутривидовая дифференциация Bac. thuringiensis на серотипы по сероагглютинации к жгутиковому антигену отдельных культур бактерий. Подобное разграничение проводится и по многим другим отличительным особенностям бактерий.

Некоторые разновидности этого вида образуют энтомоцидный токсин нуклеотидной природы, который, в отличие от кристалловидного токсина, находится в растворимом состоянии в культуральной жидкости бактерий и не разрушается при кипячении.

При внутривидовом разграничении культур этого вида учитываются и многие другие признаки, обычно используемые для определения микроорганизмов.

Энтомопатогенные спорообразующие бактерии являются возбудителями болезней тутового

шелкопряда, наносят огромный вред шелководству. Они широко распространены в почве, эпифитной микрофлоре листа шелковицы и обнаруживаются в нормальной микрофлоре гусениц тутового шелкопряда. При благоприятных для развития условиях эти микроорганизмы вызывают гибель гусениц, что в ряде случаев приводит к быстрому распространению инфекции. Вызываемое инфекцией заболевание гусениц проявляется, как правило, в последнем возрасте гусениц или в период окукливания. Значительный ущерб, наносимый шелководству, обусловлен бактериальными болезнями бациллярного происхождения. Энтомопатогенные спорообразующие бактерии — возбудители бактериозов тутового шелкопряда — особенно часто обнаруживаются в южных районах шелководства.

Бактерии вида Bac. thuringiensis, продуцирующие энтомоцидные кристалловидные токсины, в большинстве случаев обитают среди кишечной микрофлоры различных насекомых. Однако обнаружены и определенные эколого-географические ареалы распространения отдельных разновидностей. Приспособленность этих бактерий к среде обитания и условиям существования специфична.

Вредоносность аэробных спорообразующих бактерий и их патогенные свойства

Различные виды спорообразующих бактерий широко распространены в окружающей среде и нередко рассматривались как возбудители разнообразных процессов порчи пищевых продуктов.

Спорообразующие бактерии стали важным объектом исследований в связи с развитием консервной промышленности. Было выполнено много работ по изучению устойчивости и выживаемости бактериальных спор при различных методах консервирования продуктов. Особое внимание уделялось изучению анаэробных видов спорообразующих бактерий, в частности ботулиническому бациллу, который образует ботулинический яд, вызывающий тяжелые пищевые отравления.

Различные виды аэробных спорообразующих бактерий, особенно термофильные формы, вызывают порчу консервированных продуктов, например сгущенного молока, а также различных кондитерских изделий. Bac. coagulans, особенно его термофильные формы, обладающие способностью развиваться в кислой среде, вызывают порчу томатов.

Весьма распространенными формами спорообразующих бактерий, вызывающих порчу консервированных продуктов, являются также бактерии группы сенного и картофельного бацилла. Эти бактерии широко распространены в почве и воздухе, постоянно загрязняют пищевые продукты, а также материалы и сырье, используемые для их выработки. Описаны случаи порчи консервов с бомбажем банок, при которых отмечалось массовое распространение бактерий группы сенного бацилла. По наблюдениям многих авторов, процент порчи консервированных продуктов находится в прямой зависимости от обсемененности их спорообразующими бактериями перед стерилизацией,особенно часто это обнаруживается в овощных консервах, загрязненных почвенной микрофлорой.

При микробиологических исследованиях ряда консервированных продуктов, подвергшихся порче, обнаружено значительное количество спороносных бактерий группы сенного и картофельного бацилла. Среди них передко преобладают солестойкие (галофильные) и кислотоустойчивые формы с выраженными ферментативными свойствами.

При порче пищевых продуктов происходит ферментативный распад белковых и липидных компонентов с образованием вредных соединений. Поэтому использование в пищевой и консервной промышленности некоторых добавок, например агара и желатина, способствует в ряде случаев порче ряда кулинарных изделий и продуктов.

Аэробные спорообразующие бактерии неоднократно являлись причиной порчи консервируемых продуктов крови. Отмечены случаи смертельных исходов при использовании испорченной консервированной крови и плазмы главным образом бактериями из группы сенного и картофельного бацилла. В этих случаях основная роль в порче подобных продуктов принадлежит таким ферментам, как гемолизины.

Распространенными возбудителями порчи различных пищевых и кулинарных изделий, а также молочных продуктов являются часто встречающиеся в природе спорообразующие бактерии, объединяемые в вид Bac. cereus. В литературе описаны случаи пищевых отравлений, вызванных этими бактериями, которые, как правило, не смертельны. Пищевые расстройства и токсические явления, развивающиеся после потребления в пищу подвергшихся порче продуктов, связывают с действием ферментов группы фосфолипаз.

Бактерии этого вида постоянно обнаруживаются при анализах пищевых продуктов, особенно полуфабрикатов и готовых кулинарных изделий. Источником загрязнений микроорганизмами являются воздух и различные предметы окружающей среды. При хранении пищевых продуктов в отсутствие холода всегда соз-

даются благоприятные условия для развития и массового размножения бактерий.

Среди аэробных спорообразующих бактерий типично патогенным для человека и животных является только сибиреязвенный бацилл. Остальные виды этих бактерий вирулентными свойствами для теплокровных, по-видимому, не обладают. Имеющиеся сообщения о выделении различных видов спороносных бактерий при разнообразных инфекционных поражениях или болезнях не могут служить достоверным основанием для заключений о патогенности этих бактерий для животных и человека.

Вызываемые культурами некоторых видов спороносных бактерий воспалительные поражения могут рассматриваться как результат неспецифического действия активного комплекса ферментов. Энтомопатогенные штаммы данной группы бактерий также практически безвредны для человека и животных.

Бактерии группы сенного и картофельного бацилла являются возбудителями болезней печеного хлеба и макарон.

Разрушение структуры хлеба и разложение содержащихся в нем веществ связано с продуцированием бактериями группы сенной и картофельной палочки активных протеолитических и амилолитических ферментов. Одним из основных факторов, обусловливающих развитие поражений хлеба, является накопление в зерне и муке спороносных бактерий группы картофельного бацилла. Спороносным бактериям, особенно их термофильным формам, отводится значительная роль в процессах самосогревания зерна.

Некоторые виды спорообразующих бактерий, обладающие выраженными протопектиназными и протеолитическими свойствами, обладают фитопатогенным действием. Ткани пораженных растений и плодов подвергаются мацерации, болезнь выражается в побурении или загнивании.

Большинство описанных фитопатогенных культур относится к группе картофельной бациллы. Эта бактерия поражает различные растения: лен, тыкву, кукурузу, свеклу, плоды апельсина, абрикоса, кабачков и других растений, клубни картофеля, семенники капусты, коробочки хлопчатника.

Показано, что картофельный бацилл может вызвать бактериоз початков кукурузы, при искусственном заражении ими бактериями происходило типичное побурение сосудистого пучка кок-сагыза. Из загнивших плодов томатов выделен штамм спорообразующей бактерии, по-видимому, родственной культурам сенного бацилла.

Другой группой спорообразующих бактерий, вызывающих поражения растений, являются Bac. macerans, Bac. polymyxa. Родственный этой группе вид вызывает бактериоз льна. Описаны поражения картофеля, моркови, лука, огурцов и других растений и плодов, вызываемые этими бактериями. Ведущим фактором в этиопатогенезе этих поражений являются ферменты, разлагающие пектин и протопектин.

Применение бактерий рода Bacillus для борьбы с вредоносными насекомыми

Микробиологический метод борьбы с вредоносными насекомыми, именуемый сокращенно микробиометодом, основан на использовании энтомопатогенных микроорганизмов, которые являются возбудителями болезней насекомых или образуют вещества, обладающие энтомоцидным действием. Как правило, микробиометод предполагает использование препаратов живых микроорганизмов. Энтомоцидные продукты жизнедеятельности микроорганизмов не получили пока широкого практического применения.

Современное промышленное производство препаратов микробных инсектицидов основано на использовании в основном двух видов энтомопатогенных бактерий — Bac. thuringiensis и Bac. popilliae.

В 1874 г. Луи Пастер предложил использовать энтомопатогенные бактерии для борьбы с филлоксерой. И. И. Мечников в 1879 г. описал возбудителей бактериальной и грибной болезней хлебного жука и провел успешные опыты по использованию их против этого вредителя. Развивая эти исследования, И. М. Красильщик организовал в 80-х годах прошлого столетия лабораторию по производству и применению микробов, обладавших энтомопатогенным действием; ученый установил губительное действие некоторых микробов на хлебного жука и ряд других вредителей.

В последующие годы были описаны возбудители многих болезней насекомых, некоторые культуры энтомопатогенных микробов использовались с переменным успехом для борьбы с вредоносными насекомыми в широких масштабах. Широкий отклик получили работы Д'Эрелля (1911) по использованию выделенной им культуры неспороносной бактерии для борьбы с саранчой в некоторых странах Южной Америки и Северной Африки.

Для развития микробиометода особенно ценными явились работы С. Метальникова, В. Шорина и К. Туманова. В 1922—1942 гг. ими было выделено и изучено большое число энтомопатогенных форм спорообразующих бактерий, на основе которых было организовано производство инсектицидных пре-

паратов для борьбы с опасными вредителями кукурузы, винограда и хлопчатника.

В 1941 г. в США, используя культуры возбудителей так называемых молочных болезней насекомых, Датки разработал и успешно применил метод получения нового инсектицидного препарата для борьбы с японским жуком.

В 1949 г. Е. В. Талалаев разработал и внедрил в широкую практику метод борьбы с сибирским шелкопрядом с помощью культуры спорообразующей бактерии, принадлежащей к виду Bac. thuringiensis. Открытие в 1953 г. Хэннейем энтомоцидной природы кристалловидных включений у бактерий этого вида положило начало широким исследованиям по использованию его при получении новых эффективных инсектицидных препаратов.

В 1959—1960 гг. в СССР, США, Франции было организовано промышленное производство специальных препаратов бактериальных инсектицидов из культур разновидностей Bac. thuringiensis. Микробные и в первую очередь бактериальные инсектициды прочно входят в систему мероприятий по защите растений и широко используются в борьбе со многими вредителями сельского хозяйства.

На основе использования культуры новой разновидности Bac. thuringiensis была разработана технология получения препарата бактериального инсектицида-энтобактерина, промышленное изготовление которого в нашей стране осуществляется с 1959 г. В настоящее время энтобактерин широко применяется для борьбы со многими видами вредоносных насекомых.

В настоящее время основное внимание уделяется получению высокоэффективных культур энтомопатогенных микроорганизмов. Большое значение имеет выявление природы энтомоцидных веществ из микроорганизмов, изучение их строения, механизмов биосинтеза и специфики действия на насекомых.

Особую группу энтомопатогенных бактерий составляют виды, продуцирующие энтомоцидные токсины при развитии на обычных питательных средах. Наибольший интерес из этой группы представляют аэробные спорообразующие бактерии, объединяемые в вид Bac. thuringiensis. Использование бактерий этого вида составляет основу современной промышленности, выпускающей микробные инсектициды.

Характерной особенностью этих бактерий Bac. thuringiensis является их способность продуцировать специфические кристалловидные токсины, обладающие высокой энтомоцидной активностью. Кристаллы имеют ромбовидную (тетрагональную) форму, обнаруживаются внутри клеток в процессе споруляции с помощью обычной микроскопии живых препаратов бактерий, и их часто именуют как параспоральные включения или эндотоксины. После завершения процесса образования спор токсины выделяются в среду и обнаруживаются в свободном виде. Величина кристаллов варьирует в зависимости от вида культур бактерий в пределах 1—3 *мкм*. Энтомоцидные кристаллы — вещества белковой природы, в их состав входят 18 аминокислот. Энтомоцидный кристалл — термолабильный белок, разрушается при температуре около 60° С.

Энтомоцидные кристаллы токсичны для чешуекрылых насекомых лишь при пероральном введении: вызывают паралич средней кишки гусениц. Насекомые гибнут при обработке их растворами токсинов очень малой концентрации — введение $1:10^6$ и более.

Неоспоримым преимуществом этих препаратов является отсутствие токсического действия на энтомофаги и полезную энтомофауну. Так, они безвредны для медоносной пчелы. Препараты кристалловидных токсинов безвредны для теплокровных животных, рыб и растений.

Кроме кристалловидных токсинов, бактерии некоторых разновидностей Bac. thuringiensis выделяют в среду растворимые в воде энтомоцидные вещества, из которых наибольший интерес представляет термостабильный токсин, или бета-экзотоксин. В отличие от энтомоцидных кристаллов это вещество не разрушается даже при 100—120 °С. Оно является сравнительно низкомолекулярным соединением нуклеотидной природы. В составе термостабильного экзотоксина обнаружены два родственных вещества, названных турингиензинами,— А и В.

Энтомоцидное действие термостабильного экзотоксина менее специфично — он активен по отношению ко многим видам насекомых. Практический интерес представляет его энтомоцидное действие на мух, комаров, совок и некоторых других вредных насекомых. Препараты экзотоксина безвредны для теплокровных животных, рыб и растений.

Микробиологическая промышленность изготовляет инсектицидные препараты из культур некоторых разновидностей Bac. thuringiensis. В нашей стране известны препараты энтобактерин-3, дендробациллин, инсектин; за границей — биотрол, турицид, агритрол, бактан, дипел, спореин и др.

Бактериальные инсектициды чаще всего выпускаются в виде порошка. Порошки более эффективны, транспортабельны, удобны для хранения и сохраняют свою активность в течение нескольких лет.

Несомненным преимуществом обладают гранулированные и инкапсулированные формы бактериальных препаратов, с успехом использованные против ряда вредителей. Так, применяются препараты в гранулах с кукурузной мукой, которые эффективны против кукурузного мотылька. Такая форма препаратов позволяет избежать возможное пагубное влияние инсектицидов на полезную энтомофауну.

При производстве инсектицидных препаратов применяются разнообразные добавки (растекатели, прилипатели или распылители), которые значительно повышают эффективность используемого бактериального инсектицида. Энтомоцидная активность таких препаратов превышает исходную при одинаковом содержании спор и энтомоцидных кристаллов.

Энтомоцидное действие препаратов из культур бактерий Bac. thuringiensis распространяется в основном на чешуекрылых; число чувствительных к действию Bac. thuringiensis насекомых превышает 150 видов. Насекомые из отрядов перепончатокрылых, двукрылых и жуков нечувствительны к действию этих бактерий. К наиболее вредоносным насекомым, подверженным действию препаратов Bac. thuringiensis, относятся яблонная, черемуховая, плодовая, бересклетовая, магалебская, ореховая, рябиновая, сиреневая, капустная моли; капустная и репная белянки, боярышница, ивовая волнянка, сосновый, сибирский, кольчатый, непарный шелкопряды, златогузка, листовертки, розанная, почковая, всеядная, плодовая, капустная, мельничная огневки, зимняя кустовая, желтоусая пяденица, американская белая бабочка, яблонная плодожорка, вишневый слизистый пилильщик, кукурузный мотылек, мальвовая моль, табачный бражник, коробочный червь хлопчатника.

Безвредность бактериальных инсектицидов для растений позволяет применять препараты в любую фазу вегетации растений. Норма расхода препаратов зависит от вида насекомых-вредителей, метеорологических условий, размеров обрабатываемых растений, а также характера опрыскивания.

Для порошковидных препаратов энтобактерина установлены следующие дозировки: обработка овощных культур — 1,0—3,0 *кг* на 1 *га*, садовых и других культур — 3,0—5,0 *кг* на 1 *га*.

Перспективно совместное использование бактериальных инсектицидов с различными химическими средствами. При этом отмечается синергизм их энтомоцидного действия; спектр энтомоцидного действия препаратов расширяется, уменьшаются нормы их расхода.

Иммунитет и привыкание к действию энтомоцидных кристаллов и других бактериальных токсинов у чувствительных видов насекомых не отмечаются. При проникновении в кишечник насекомых достаточных доз этих соединений отмечается 100-процентная гибель вредителей.

В природе основным условием проявления вирулентных свойств энтомопатогенных микроорганизмов является массовое развитие бактерий в кишечнике чувствительных видов насекомых. Это развитие происходит во всех случаях нарушения физиологии насекомых, неблагоприятного воздействия на них внешней среды и наличия в кишечнике условий, способствующих развитию этих бактерий.

Исключительно перспективны для производства инсектицидных препаратов культуры возбудителей молочных болезней, в особенности Bac. popilliae. Культуры этого вида—очень эффективное средство борьбы с японским жуком — опаснейшим вредителем, поражающим около 300 видов растений. Бактерии выращивают непосредственно в организме личинок японского жука. Погибших, высушенных личинок вносят в почву, где споры бактерий долгое время остаются жизнеспособными и вирулентными для жука. Выращивание Bac. popilliae в организме насекомых — весьма трудоемкий процесс. В последние годы достигнут значительный успех в изучении физиологических и биохимических особенностей культур этой группы бактерий, что послужит основой для поисков способов выращивания их на искусственных питательных средах.

Методы выращивания Bac. popilliae на искусственных средах позволят получить препараты бактериальных инсектицидов для борьбы с особо вредоносными насекомыми, в том числе с жуками, хрущами и другими видами, против которых практически нет эффективных средств борьбы.

Бактериальные инсектицидные препараты качественно отличны от химических инсектицидов. Они не обладают контактным действием, более специфичны и активны, кратность их применения значительно меньше, чем химических средств, привыкание к ним насекомых не отмечено. Вместе с тем повышение эффективности при совместном использовании бактериальных и химических инсектицидов служит основанием для разработки единой системы интегрированной борьбы с вредоносными насекомыми.

Среди микробных метаболитов, которые могут быть применены в качестве инсектицидных препаратов, определенное значение имеют токсические антибиотики. Выделен ряд антибиотиков (антимицин А, пиерицидин, деструксины и др.), обладающих широким спектром инсектицидного действия.

ПОРЯДОК ХЛАМИДОБАКТЕРИИ (CHLAMYDOBACTERIALES)

К хламидобактериям относят гетеротрофные бактерии, растущие обычно в виде нитей и образующие чехлы (влагалища), где аккумулируются гидраты окиси железа. Молодые клетки, выходящие из чехла, подвижны, обладают полярным или субтерминальным жгутиком. Микроорганизмы этого порядка широко распространены в природе и бурно развиваются в тех местах, где происходит постоянное загрязнение воды и почвы пищевыми отходами.

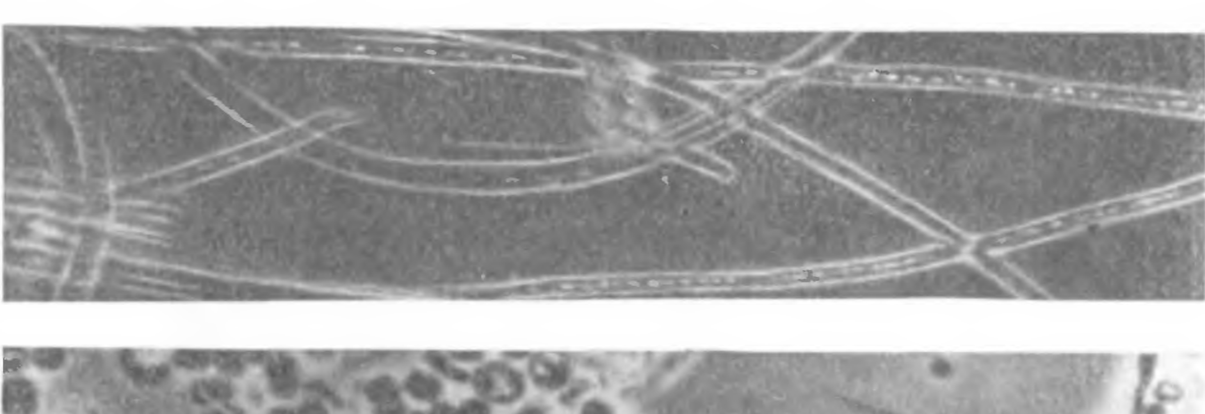
СЕМЕЙСТВО ХЛАМИДОБАКТЕРИИ (CHLAMYDOBACTERIACEAE)

Характерными представителями порядка Chlamydobacteriales являются организмы, относимые к семейству Chlamydobacteriaceae. Наиболее типичным среди этих организмов является род сферотилюс (Sphaerotilus). Представители этого рода — типичные обитатели сточных вод. Растут в загрязненной проточной воде, в отстойниках сахарных заводов, на плотинах и градирнях, на твердых поверхностях, где образуют наросты, напоминающие густой мех. Трубы, отстойники, сточные канавы, ямы в короткий срок забиваются этими бактериями. Типовой вид — Sphaerotilus natans — грамотрицательная бактерия с полярным жгутиком. Растет в форме нитей, формируя цепочки клеток, окруженных трубчатым чехлом, состоящим из полисахарида (чехол — разновидность капсулы).

Клетки размножаются внутри чехла поперечным делением, после чего наружу выходят подвижные формы.

Представители другого рода — лептотрикс (Leptothrix), называемые также «охровыми бактериями», развиваются в воде, богатой железом, в канавах, дренажных трубах и болотах. В местах обитания органические вещества часто связаны с железом (комплексы). Поэтому их чехлы пропитаны железом.

Сходной морфологией обладают также нитчатые бесцветные серные бактерии (род Beggiatoa) и представители других родов (Leucothrix, Thiothrix). Они отличаются от других хламидобактерий крупными размерами клеток и способностью окислять минеральные соединения серы, что послужило основанием для выделения этих нитчатых бактерий в порядок Beggiatoales (рис. 66).



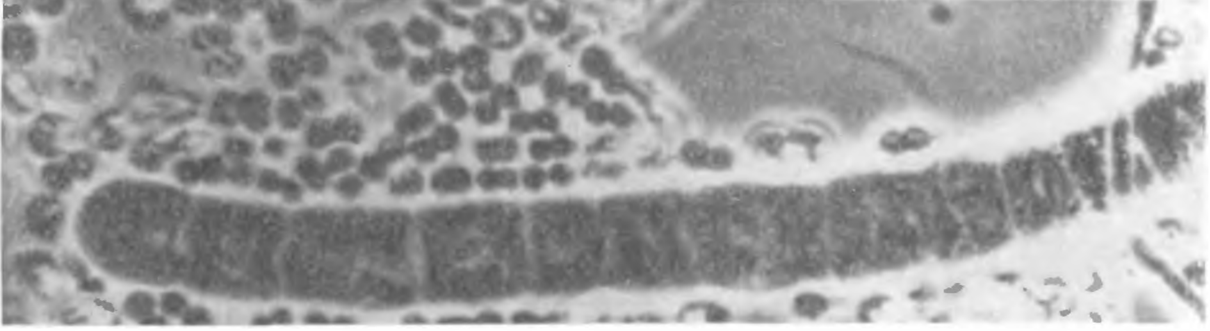


Рис. 66. Многоклеточные бактерии Beggiatoa, выделенные из разных источников (по Броку, 1970).

ПОРЯДОК КАРИОФАНОВЫЕ (CARYOPHANALES)

В этот порядок М. А. Пешков (1957) выделяет входившие ранее в порядок Chlamydobacteriales гетеротрофные нитчатые бактерии, сходные с сине-зелеными водорослями, но бесцветные. В отличие от хламидобактерий у Caryophanales жгутики расположены перитрихиально.

Наиболее характерным родом семейства является кариофанон (Caryophanon), впервые описанный М. А. Пешковым. Отдельные клетки этой бактерии обладают жгутиками, и вся многоклеточная особь активно подвижна. Эти грамположительные палочки выделяются обычно из коровьего навоза. Близкие к ней по строению с крупными трихомами (члениками) представители рода осциллоспира (Oscillospira) образуют споры (рис. 67).

ХИЩНЫЕ НИТЧАТЫЕ БАКТЕРИИ

Крайне своеобразная группа хищных нитчатых бактерий впервые описана на уровне порядка Cyclobacteriales советским микробиологом Б. В. Перфильевым.

Клетки этих бактерий постоянно соединены плазмодесмами. Большие группы клеток погружены в слизь и обладают способностью согласованно двигаться. В род диктиобактерий (Dictiobacter) были включены бактерии, образующие микроскопические скопления — бактериальные колонии, состоящие из 100—200 отдельных довольно мелких клеток (1—6 *мкм*), связанных плазмодесмами (мостиками). Центральная полость этой группы заполнена гомогенной жидкостью. Во время движения колония захватывает живые микроорганизмы и переваривает их.

Представители другого рода хищных бактерий — циклобактер (Cyclobacter) представляют собой также многоклеточные колонии палочек. Одной из трех стадий в цикле развития является «сетчатоарканная», когда бактерия охотится, обволакивая жертву «коконом» из клеток и разрушает ее.

Третьим родом хищных бактерий является тератобактер (Teratobacter, рис. 68). Б. В. Перфильев наблюдал у этой бактерии ловчее приспособление в виде петель, которое облегчает улавливание жертв, как правило, нитчатых бактерий (в частности, Beggiatoa).

Бактерии, подобные описанным, довольно легко обнаружить при постановке простейших опытов. Достаточно внести в колбу с водой небольшое количество богатой органическим

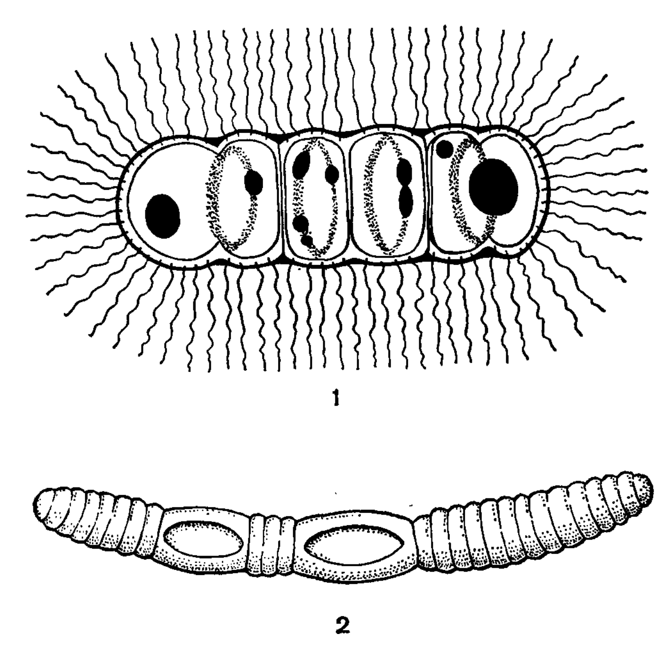


Рис. 67. Схема строения многоклеточных бактерий: *1* — Caryophanon и *2* — Oscillospira (по Пешкову, 1955).

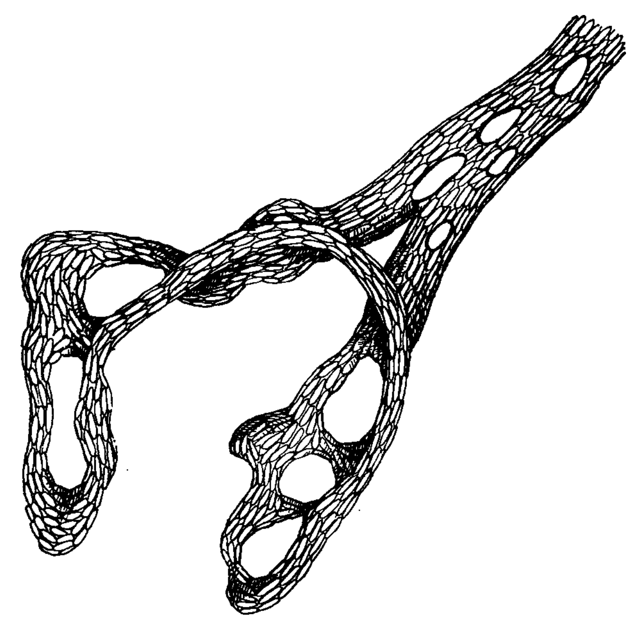


Рис. 68. Устройство ловчего приспособления хищной бактерии Teratobacter (по Перфильеву, Габе, 1961).

веществом почвы или ила, чтобы спустя 10—15 дней на поверхности воды обнаружить микроскопления клеток, соединенных плазмодесмами в большие группы. Такая форма роста известна также под названием бактодерм, и ради объективности следует отметить, что убедительных доказательств в пользу хищной природы подобных скоплений (микроколоний) все еще недостаточно. Само существование таких многоклеточных агрегатов не вызывает сомнения и является формой существования в природе обычных сапрофитных бактерий.

Другим примером сложных нитчатых объединений клеток могут служить обнаруженные В. И. Дудой (1972) анаэробные неспорообразующие бактерии, формирующие сложно организованные колонии, состоящие из клеток, упорядоченных в нити, взаимно переплетенных. На почвенных частицах, взятых в качестве питательной среды, эти бактерии образуют воздушные колонии, напоминающие колонии актиномицетов. При просмотре в сканирующем электронном микроскопе (микроскоп, работающий по принципу отраженного луча) видна сетчатая структура колоний (табл. 38). Отдельные клетки соединены между собой с помощью перетяжек. Из-за задержки в делении клеток перетяжки сохраняются долго. Некоторые колонии таких организмов имеют вид белого пушка, другие — окрашены. Они образованы клетками разных размеров. Эти организмы могут расти на поверхности стекла и минералов в камерах, насыщенных парами воды. Возможно, такие микроколонии способны активно адсорбировать пары воды и запасать впрок, так как огромная «ворсистая» поверхность этих колоний вполне соответствует такой задаче. Большинство этих организмов могут развиваться на почвенных средах (агаризованная почва) с добавлением витаминов и других факторов роста.

Хищные бактерии отражают экологически адекватную (соответствующую среде обитания), но не обязательную форму роста. По-видимому, близки к этой группе и анаэробные нитчатые бактерии.

ПОРЯДОК ЖЕЛЕЗОБАКТЕРИИ (FERRIBACTERIALES)

Железо необходимо всем живым организмам. В природе оно существует в органических и неорганических соединениях. Главную роль в круговороте железа в природе играют микробы.

Эти процессы идут по двум каналам: 1) минерализация органических соединений, содержащих железо, при участии гетеротрофных микроорганизмов; 2) окисление восстановленных (закисных) и восстановленных окисных соединений железа.

Минерализацию железосодержащих органических веществ проводят многочисленные гетеротрофные организмы (бактерии, грибы, актиномицеты). Только специфические возбудители — хемолитоавтотрофы — способны осуществлять второй процесс. Это — представители рода Thiobacillus — грамотрицательных аэробных бактерий. Основной процесс, проводимый ими, описывается следующей схемой:

$$4Fe^{2++}+4H^{+}+O_2 \rightarrow 4Fe^{3+}+2H_2O$$

Для одних кислотоустойчивых бактерий (выдерживают значения pH, равные 2,5) способность к хемолитотрофному образу жизни (получению энергии за счет окисления ионов закисного железа) убедительно доказана. Таким организмом является представитель тионовых бактерий — Thiobacillus ferrooxidans. Для других «классических» железобактерий (например, Gallionella ferruginea) таких данных нет. Возникает сомнение, являются ли они истинными железобактериями.

Порядок железобактерий объединяет сборную группу одноклеточных бактерий, способных аккумулировать соединения железа и марганца в результате гетеротрофных процессов. Другие

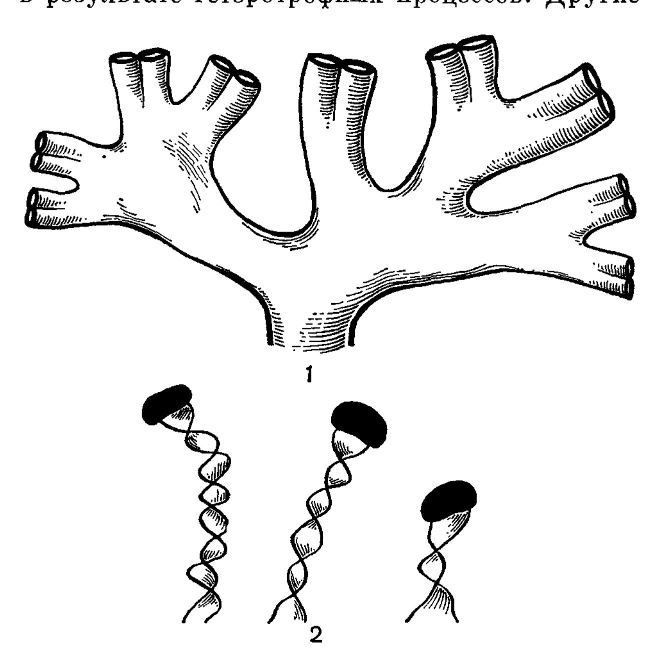


Рис. 69. Бактерии со слизистыми стебельками: *1* — Nevskia, *2* — Gallionella.

организмы, способные к окислению и восстановлению соединений железа, отнесены к другим порядкам: серобактериям (род Thiobacillus) и нитчатым бактериям (род Leptothrix). Бактерии, отнесенные к порядку железобактерий, разделены на 2 семейства. Многие представители этих семейств обладают своеобразной морфологией и сложным жизненным циклом.

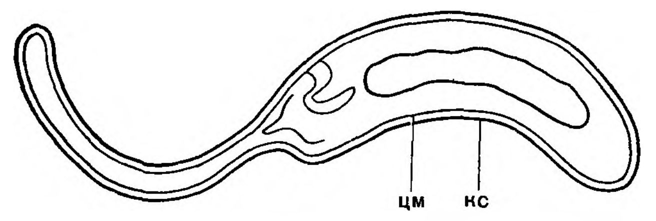


Рис. 70. Схема строения типичной клетки стебельковой бактерии.
КС — клеточная стенка, ЦМ — цитоплазматическая мембрана



Рис. 71. Типичные клетки бактерий рода Caulobacter. Электронная микрофотография. Увел. × 20 000.

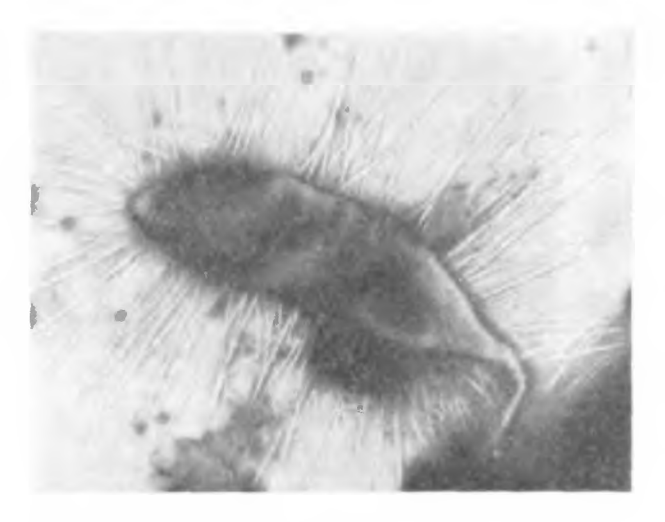


Рис. 72. Стебельковая бактерия с нетипичным тонким стебельком. Увел. × 25 000.

СЕМЕЙСТВО ЖЕЛЕЗОБАКТЕРИИ (FERRIBACTERIACEAE)

Клетки представителей семейства обладают либо ложными слизистыми придатками, либо истинными стебельками — выростами цитоплазмы. Они широко распространены в природе, и прежде всего в иле и воде пресных водоемов. Семейство представлено 6 родами.

Роды галлионелла и невския (Gallionella и Nevskia). Бактерии, принадлежащие к родам Gallionella и Nevskia (рис. 69), обладают придатками, состоящими из слизи и не связанными с цитоплазмой клетки. Форма и размеры таких придатков сильно варьируют. При исследованиях природных субстратов у бактерий из рода Gallionella легко обнаруживаются почковидные или палочковидные клетки, которые формируют длинные перевитые слизистые стебельки, пропитанные окислами железа. Согласно представлениям, развиваемым Г. А. Заварзиным, природа стебельков Gallionella иная. Стебельки представляют собой скопление живых организмов, не обладающих клеточной стенкой и способных формировать длинные нити. Эти организмы паразитируют на клетках истинных бактерий. Поэтому то, что принималось обычно за бобовидную клетку Gallionella, является лишь клеткой-хозяином, который может быть в разных случаях разным. Такими паразитами могут быть прежде всего микоплазмы, которые будут рассмотрены в соответствующем разделе.

Истинные стебельковые бактерии имеют стебелек, сформированный клеточной стенкой и цитоплазматической мембраной. Они отнесены к семейству Caulobacteriaceae.

СЕМЕЙСТВО СИДЕРОКАПСЫ (SIDEROCAPSACEAE)

Все организмы, объединенные в семействе Siderocapsaceae, сходны между собой, являясь, по-видимому, разными экологическими формами одной или нескольких близких бактерий. Известны успешные попытки и описания указанных микроорганизмов в составе одного рода.

В это семейство входят палочковидные или кокковидные (часто овальные клетки) неспорообразующие гетеротрофные бактерии, образующие слизистую капсулу, пропитанную солями железа или марганца. Бактерии, принадлежащие к роду Siderocapsa, имеют небольшие клетки (1—2 *мкм* в диаметре), объединенные в первичные капсулы (по 2—60 и более клеток). Эти капсулы с клетками (общий диаметр 10—20 *мкм*) объединяются в более сложные

агрегаты, где и откладывается железо или марганец. Род Sideromonas объединяет палочковидные бактерии (длина клетки 2 *мкм*), имеющие капсулы и формирующие группы (пары, цепочки) и скопления. К семейству Siderocapsaceae были отнесены описанные в разное время микроорганизмы: род Siderosphaera (объединены по 2 клетки в капсуле), род Sideronema (крупные палочки диаметром 5,0—6,5 *мкм*, соединенные в цепочки и заключенные в капсулы).

Три известных в литературе рода — Naumaniella, Ochrobium, Siderococcus — объединяют, подобные описанным выше, мелкие (диаметр клетки 2 *мкм*) палочки, не обладающие капсулами. Отложение окислов железа и марганца происходит прямо на клетках.

СТЕБЕЛЬКОВЫЕ БАКТЕРИИ

Стебельковые бактерии в настоящее время рассматриваются как группа организмов, близкая к эубактериям, и выделяются в семейство каулобактерии (Caulobacteriaceae). Принадлежность к определенному порядку не уточнена.

Род каулобактер (Caulobacter). Большинство истинных стебельковых бактерий относятся к этому роду. Похожие на псевдомонады клетки, с одним полярно расположенным жгутиком, прикрепляются тем концом, на котором находится жгутик, к какой-либо поверхности (часто к другой клетке) и формируют стебелек. Стебелек имеет довольно сложное строение. Наружная поверхность образована клеточной стенкой, за которой следует цитоплазматическая мембрана, т. е. стебелек является выростом (выпячиванием) клетки, сохраняющим ее внутреннюю структуру (рис. 70, 71). Внутри стебелька находится много мембранных структур, играющих важную роль в жизнедеятельности клетки. Форма и размеры стебельков сильно варьируют. Встречаются бактерии с очень тонкими стебельками (рис. 72), и даже у одного и того же вида бактерии в зависимости от условий среды могут быть очень длинные (5—10 *мкм* и более) изогнутые стебельки и короткие, едва заметные. В почве нередко можно обнаружить клетки стебельковых бактерий, усеянные по всему периметру, включая стебелек, выростами клеточной стенки — фимбриями (рис. 72).

Функции фимбрий у стебельковых бактерий неясны.

Другой род стебельковых бактерий — астикакаулис (Asticcacaulis) — объединяет бактерии, отличающиеся от описанных лишь асимметричным расположением стебелька (рис. 73). Представители этого рода широко распространены в воде пресных и соленых водоемов. Встречаются в почвах.

Клетки стебельковых бактерий размножаются поперечным делением, причем дочерняя клетка несет жгутик, но не обладает стебельком, который формируется позже, продолжая нести на дистальном конце жгутик. Это придает большое своеобразие циклу развития этих бактерий, что хорошо видно из схемы (рис. 74).

Следует отметить, что на конце стебелька часто образуется небольшая слизистая поду-

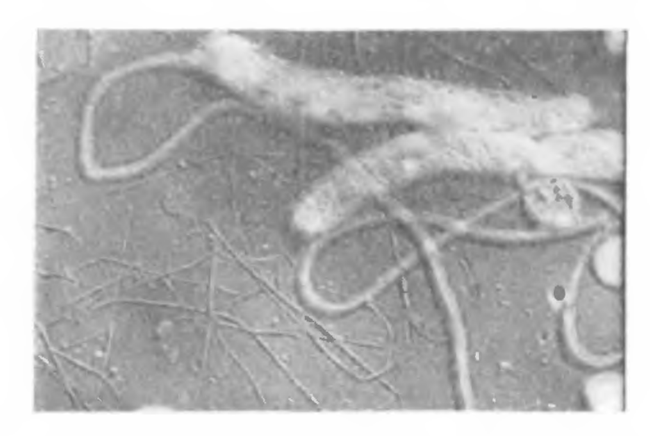


Рис. 73. Клетки стебельковой бактерии из рода Asticcacaulis. Электронная микрофотография. Увел. × 20 000.

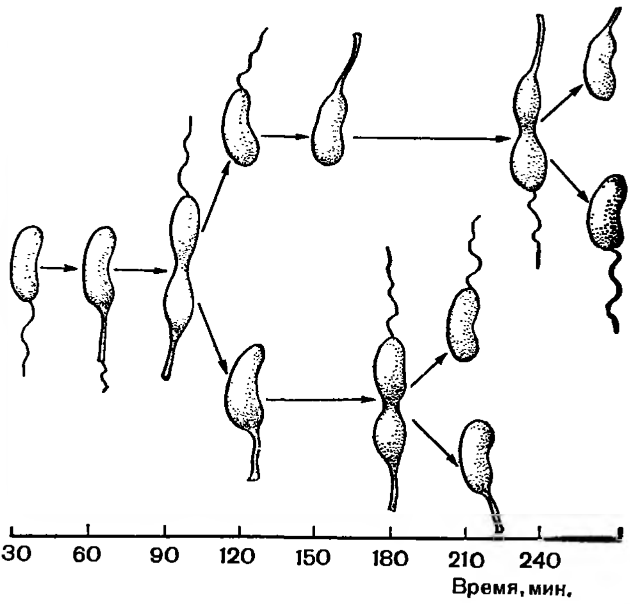


Рис. 74. Стадии жизненного цикла Caulobacter. Схема (по Броку, 1970).

шечка, обеспечивающая плотное прикрепление к поверхностям. Отмечены случаи прикрепления стебельковых бактерий к живым клеткам других бактерий, что породило предположения об их паразитизме, оказавшиеся неверными. Стебельковые бактерии выступают здесь в роли эпибионтов — организмов, поселяющихся на других организмах или рядом, но не связанных симбиотическими или иными взаимоотношениями.

Стебельковые бактерии — типичные обитатели пресных водоемов, илов и почв. Будучи гетеротрофами, они развиваются в природе при низких концентрациях органических веществ. В лабораторных условиях их почти всегда можно обнаружить в виде пленки даже на поверхности дистиллированной воды. В этих условиях они развиваются, используя растворяющиеся в воде питательные вещества, поступающие из воздуха. Вполне вероятно, что они способны также усваивать летучие органические соединения, содержащиеся в воздухе. Сведения о возможности воздушного питания бактерий были получены несколько десятков лет назад видным советским ученым Н. Г. Холодным. Эти бактерии в большей мере, чем другие гетеротрофы, обладают способностью к гетеротрофной фиксации углекислоты из воздуха, т. е. включением CO_2 в клетку непосредственно без энергетических затрат за счет фотосинтеза или энергии, получаемой при превращении неорганических веществ.

Роль стебельковых бактерий в природе определяется их физиологическими особенностями как гетеротрофных микроорганизмов, способных развиваться в зонах обеднения, где неактивны более требовательные к пище сапрофиты.

ПОРЯДОК ПОЧКУЮЩИЕСЯ БАКТЕРИИ (HYPHOMICROBIALES)

К порядку почкующихся бактерий (Hyphomicrobiales) относятся гетеротрофные грамотрицательные неспорообразующие бактерии со своеобразной морфологией. Их характерной особенностью является наличие гиф — выростов, образованных клеточной стенкой и цитоплазматической мембраной, и размножение путем образования почек на гифах. Многие виды способны аккумулировать окислы железа и марганца. Водные почкующиеся бактерии часто встречаются в больших количествах в олиготрофных озерах и нередко в почвах при сильном увлажнении.

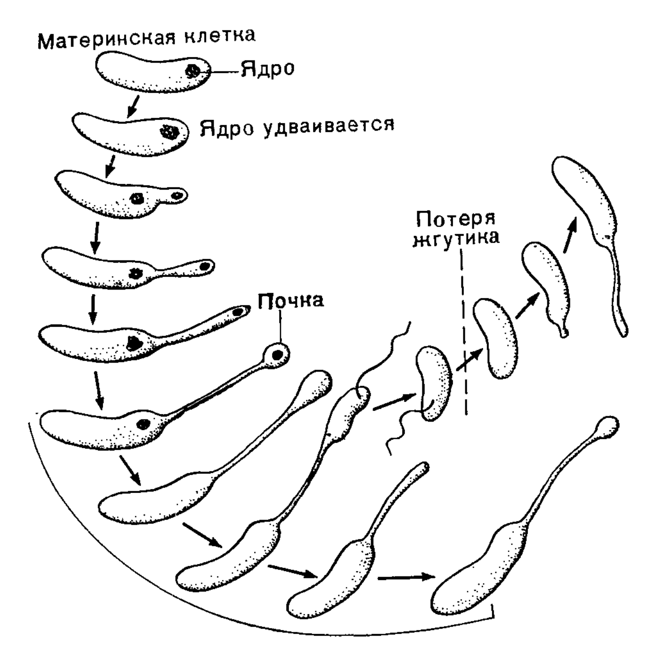


Рис. 75. Стадии жизненного цикла Hyphomicrobium. Схема (по Броку, 1970).

Рост почкующихся бактерий задерживается даже при небольших концентрациях аминокислот и углеводов. Тем не менее они малочувствительны к повышенным концентрациям нитритов и минеральных солей. В порядок входит семейство Hyphomicrobiaceae.

Род гифомикробиум (Hyphomicrobium). Представители этого рода имеют вид вытянутых палочек (0,5 × 2 *мкм*), от одного из полюсов которых отходит гифа. Весьма своеобразным оказывается цикл развития этих организмов. Вначале материнская клетка, прикрепленная к субстрату, образует тонкий вырост, который удлиняется, формируя гифоподобную структуру. На конце гифы образуется почка. Почка разрастается, и формируется жгутик. Затем дочерняя клетка отделяется от материнской и уплывает. Потеряв жгутик и завершив созревание, дочерняя клетка формирует гифу и почку. Почки могут образоваться вновь на материнской клетке. Возможны разные варианты такого цикла (рис. 75). В некоторых случаях дочерние клетки не отделяются от материнских и образуют гифы и почки на другом полюсе клетки. Возникает сложное скопление гиф и клеток. Иногда почки образуются на материнской клетке без гиф. В других случаях гифы возникают на обоих полюсах клетки (рис. 76). В отличие от стебельковых бактерий прикрепительный материал образуется у почкующихся бактерий на полюсе, обратном по отношению

к гифе. При этом нередко образуются упорядоченные скопления клеток — розетки.

Следует отметить, что размножение почкующихся бактерий начинается делением ядра. Одно из ядер по гифе переходит в почку, которая, достигнув величины клетки, отделяется. Почкующиеся бактерии сильно изменчивы и в зависимости от условий среды меняют морфологию.

Развитие часто бывает усложненным. Одни виды развиваются по типу других. Часто образуются сидячие (долго растущие) почки. Последовательность роста гифы и почек случайна (рис. 77).

Род педомикробиум (Pedomicrobium). К этому роду почкующихся бактерий, описанному Т. В. Аристовской (1961), относят микроаэрофильные бактерии, аккумулирующие железо и марганец. Они имеют вид крупных овальных, реже палочковидных клеток, образующих от одной до четырех ветвящихся нитей. Эти нити, как правило, заканчиваются почками, которые представляют собой дочерний организм. Некоторые виды (Pedomicrobium podsolicum) обладают мелкими клетками (диаметр 0,5—1,5 *мкм*), соединяющие их нити чрезвычайно тонки.

Иногда нити сильно редуцированы, и в результате почкования образуются грозди кокков разного размера.

В лабораторных условиях не удается выделить культуры этих бактерий в чистом виде, а в случае успешного выделения некоторых штаммов культура погибает.

Род анкаломикробиум (Ancalomicrobium). Сюда относятся одноклеточные бактерии, имеющие от 2 до 8 отростков длиной до 3 *мкм*, отходящих от клеток. Отростки могут раздваиваться, но сами не почкуются (рис. 78—80). Почки образуются на клетке.

Клетки неподвижны, ведут прикрепленный образ жизни.

Род простекомикробиум (Prosthecomicrobium). Микроорганизмы, относящиеся к этому роду, сходны с представителями рода Prosthecomicrobium, но с более короткими (1 *мкм*) отростками, отходящими от клетки в стороны (рис. 81, 82). Клетки делятся двойной перетяжкой. Молодые клетки могут передвигаться, имея полярный жгутик. Взрослые клетки обладают способностью прикрепляться к субстрату. Имеются пигментированные виды.



Рис. 76. Клетка Hyphomicrobium с двумя стебельками. Электронная микрофотография. Увел. × 20 000.

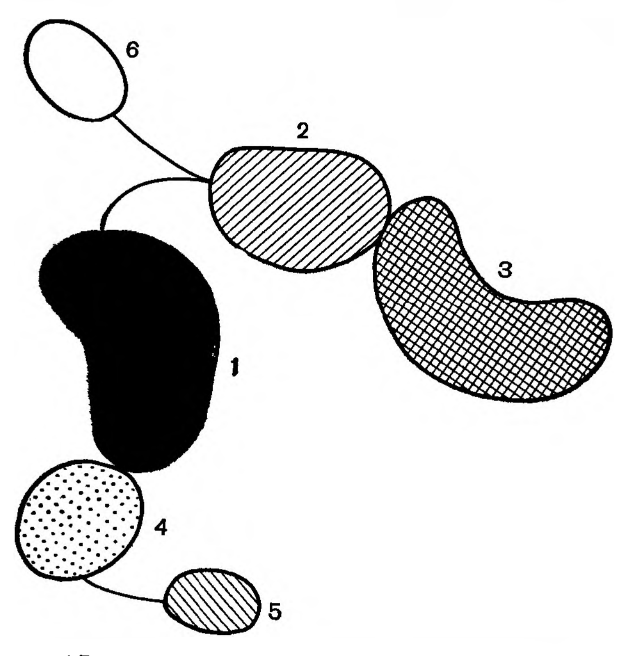


Рис. 77. Последовательность роста гиф и почек Hyphomicrobium. (Цифры означают поэтапность перехода к росту разных участков гиф и почек.) Схема.

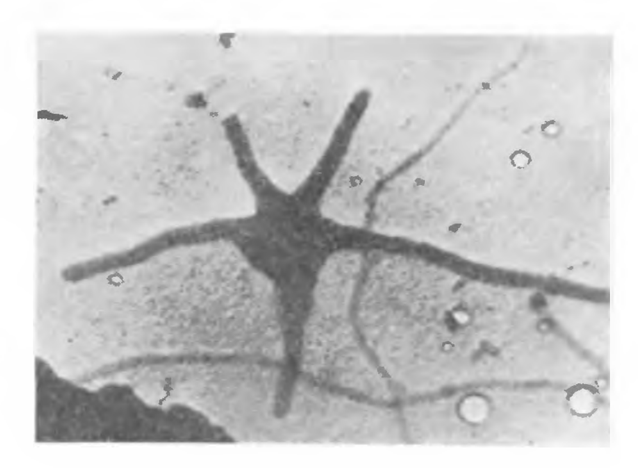


Рис. 78. Клетка с гифами (простеками), близкая по морфологии к организмам из рода Ancalomicrobium. Электронная микрофотография. Увел. × 20 000.

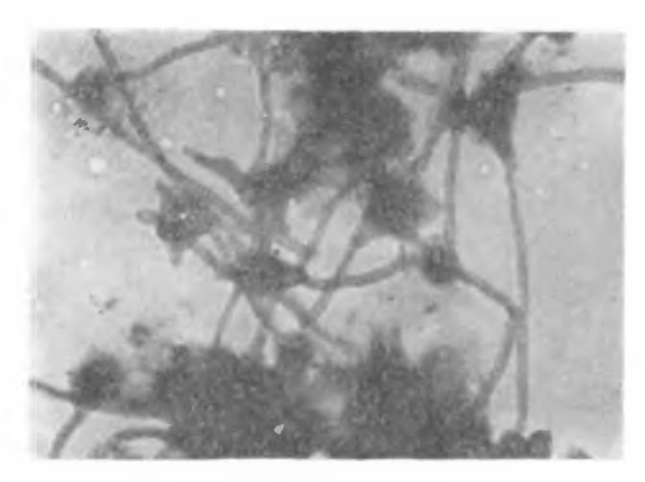


Рис. 79. Скопление клеток из рода Ancalomicrobium Суспензия почвы в электронном микроскопе. Увел. × 15 000.

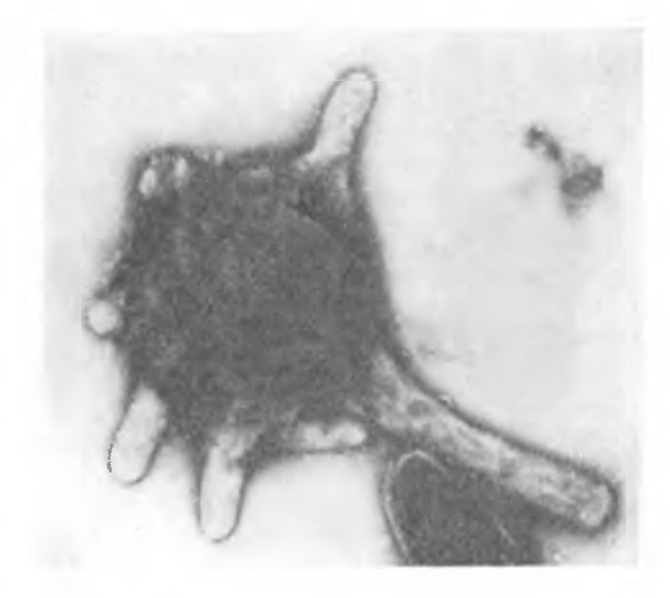


Рис. 80. Молодая клетка Ancalomicrobium. Электронная микрофотография. Увел. × 30 000.



Рис. 81. Клетки, близкие по морфологии к Prosthecomicrobium в суспензии почвы. Электронная микрофотография. Увел. × 20 000.

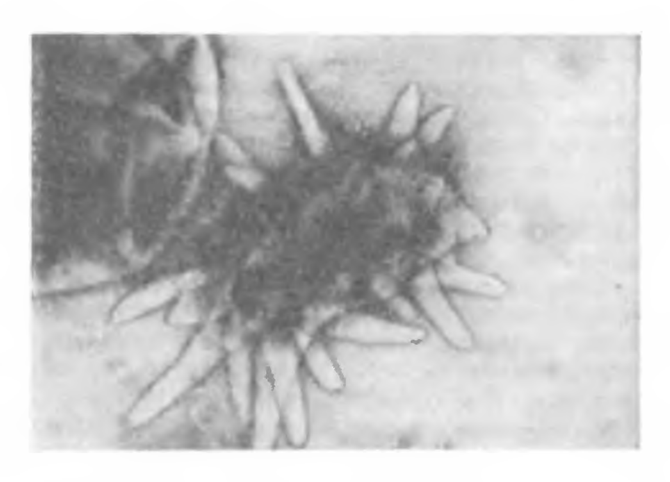


Рис. 82. Клетка неизвестного микроорганизма, напоминающего Prosthecomicrobium. Увел. × 25 000.

Представители обоих описанных выше родов широко распространены в воде, илах и во многих почвах. Подобно стебельковым бактериям, они являются типичными представителями экологической группы олиготрофных бактерий.

Другие представители почкующихся бактерий. К почкующимся бактериям относят также ряд других организмов.

Род бластобактер (Blastobacter) представлен видами, наблюдавшимися в воде пресных водоемов. Обычно слегка изогнутые клиновидные клетки собраны в плотные розетки. На свободных концах клеток образуются почки.

Давно известный микроорганизм, обнаруженный еще С. Н. Виноградским более полувека назад,— нитробактер (Nitrobacter) — был впоследствии отнесен к почкующимся бактериям. Нитробактер способен окислять нитрит до нитрата, играя большую роль в круговороте азота в природе.

К почкующимся бактериям относят и ряд своеобразных микробов, обнаруженных впервые Б. В. Перфильевым при исследовании пресных озер. Это гетеротрофные микроорганизмы, аккумулирующие в колониях железо и марганец: металлогениум (Metallogenium), кузнецовиа (Kuznezovia). Эти организмы, по-видимому, ответственны за образование озерных руд. Типичная стадия развития Metallogenium — микроколония, в форме паучка, составлена радиально расходящимися нитями, покрытыми окислениями марганца. После растворения окислов марганца удается часто обнаружить мелкие почкующиеся клетки, связанные плазматическими нитями. На нити вырастает короткая ножка, на которой образуется почка. Почка прорастает и вновь возникает паукообразная микроколония.

Микроколонии организмов из рода Kuznezovia несколько иные, чем у Metallogenium, но по природе эти организмы сходны.

За последние годы проведены расследования, позволившие предположить иную природу Metallogenium, Kuznezovia и других подобных организмов. Получены доказательства в пользу того, что эти организмы являются сапрофитными микоплазмами (см. стр. 311). Возможно также, что они паразитируют на других организмах (грибах). При росте на специфических для микоплазм средах можно видеть образование большого числа очень мелких телец, которые проходят через бактериальные фильтры и на средах для Metallogenium дают трихосферический рост (паучки) с осаждением окислов марганца возле микроколонии. Аккумуляция марганца, естественно, не имеет ничего общего с автотрофией и является следствием тех же процессов, которые были описаны для некоторых неспороносных бактерий. Имеются и другие мнения, что свидетельствует о незавершенности исследований по выяснению природы Metallogenium.

ЛУЧИСТЫЕ ГРИБКИ. ПОРЯДКИ АКТИНОМИЦЕТЫ (ACTINOMYCETALES) И АКТИНОПЛАНЫ (ACTINOPLANALES)

Лучистые грибки известны под общим названием Actinomyces — актиномицеты. Они давно привлекают внимание специалистов различных областей микробиологической науки. Еще не так давно работы, посвященные этой группе микроорганизмов, выполнялись преимущественно медиками.

Чрезвычайно широкое распространение актиномицетов в природе дает основание полагать, что этим организмам принадлежит большая роль в круговороте веществ, как органических, так и минеральных. Среди актиномицетов имеются аэробы и анаэробы, мезофилы и термофилы. Актиномицеты преимущественно сапрофиты, но среди них есть и паразиты, приносящие вред людям, животным и растениям.

К классу Actinomycetes, кроме типичных актиномицетов, относятся проактиномицеты, микобактерии и микококки. Для всех этих организмов характерно ветвление клеток. Проактиномицеты отличаются от актиномицетов тем, что имеют мицелий только в ранней стадии развития. Молодые нити мицелия вскоре распадаются на палочки и кокки. Проактиномицеты образуют колонии тестообразной консистенции, голые или покрытые налетом воздушного мицелия. Микобактерии можно рассматривать как промежуточную форму между актиномицетами и эубактериями. У микобактерий нет настоящего мицелия, в отдельных случаях наблюдаются нитевидные элементы. Палочковидные клетки микобактерий имеют неправильные очертания, контуры их неровные. В отличие от истинных бактерий клетки микобактерий способны ветвиться.

В работах, посвященных бактериям, микококки рассматриваются как генетически однородная группа. Внешне микококки похожи на микрококки. Иногда микококки образуют палочковидные клетки с ветками.

В последние годы лучистые грибки приобрели большое практическое значение в связи с их способностью продуцировать различные физиологически активные вещества, используемые человеком. Из многих культур актиномицетов получают лекарственные препараты — антибиотики, используемые в медицине, ветеринарии, растениеводстве, пищевой промышленности. Актиномицеты способны продуцировать витамины, гормоны, ферменты, токсины, ростовые вещества, аминокислоты и другие полезные для человека биологические вещества. Важную роль актиномицеты играют в процессах почвообразования и формировании плодородия почв. Им приписывают различные функции в оздоровлении почв.

Для того чтобы правильно распознать и определить лучистые грибки, чтобы выявить нужные биологические вещества, вырабатываемые ими, необходимо знать точную характеристику этой группы микроорганизмов.

Первые сведения об актиномицетах появились в 1874 г., когда немецкий ученый Ф. Кон выделил и описал микроб с тонкими ветвящимися нитями. В 1878 г. Ц. Гарц обнаружил нитевидные сплетения с лучистым расположением нитей. Найденный микроорганизм был назван им лучистым грибком — Actinomyces.

Первые сведения о строении актиномицетов относятся к началу XX века. Исследования этого периода были сосредоточены главным образом на болезнетворных (патогенных) формах актиномицетов как возбудителях заболеваний человека и животных, вызывающих актиномикозы. В 1921 г. немецкий исследователь Р. Лиске обобщил все накопленные за 50 лет данные о происхождении и свойствах актиномицетов, а также на основании собственных наблюдений описал морфологию различных видов актиномицетов. С 1930 г. исследования

актиномицетов проводил Н. А. Красильников, который всесторонне изучил эту группу организмов.

Огромное значение имеют работы С. Ваксмана, который вместе с А. Шатцем в 1945 г. выделил из культуры актиномицета антибиотик стрептомицин, нашедший широкое применение в медицине. Это открытие послужило толчком к интенсивному исследованию этой группы микробов и поискам продуцируемых ими новых веществ.

За последнее время выявлены и изучены многие тысячи представителей класса Actinomycetes. Описаны новые формы, которые способны вырабатывать полезные для человека вещества. Была создана антибиотическая промышленность.

Лучистые грибки различаются между собой по своему строению и развитию клеток, морфологически, физиологически, культурально, биохимически. Среди них есть организмы со сложным строением плодоносных органов и организмы весьма упрощенного строения. По этому признаку актиномицеты разделяются на две группы — высшие и низшие формы. К высшим относятся организмы с хорошо развитым мицелием и обладающие особыми органами плодоношения, при помощи которых актиномицеты размножаются. В эту группу входит большинство основных семейств и родов, составляющих класс Actinomycetes. К низшим формам относятся организмы, не образующие мицелия и имеющие палочковидные и кокковидные клетки.

Строение лучистых грибков

Все высшие формы лучистых грибков имеют хорошо развитый мицелий. Толщина гиф мицелия варьирует в широких пределах в зависимости от видовой принадлежности культуры, ее возраста, условий развития. Диаметр тонких гиф 0,1—1,0 *мкм*, наиболее толстых гиф — до 1,5 *мкм*.

У актиномицетов, выращенных на плотных агаризованных средах (поверхностные культуры), различают три типа мицелия: субстратный, воздушный и надсубстратный, или колонии. Субстратный мицелий развивается в глубине среды и представляет собой как бы корневую питательную систему. Нити его всасывают питательные вещества среды и доставляют колонии, а оттуда в воздушный мицелий. Мицелий надсубстратный развивается на поверхности агаризованной среды, разрастается плотным сплетением в колонии большей или меньшей величины.

На рисунке 83 показаны некоторые типы колоний актиномицетов. Колонии лучистых грибков плотные, кожистые, крепко срастающиеся со средой. Величина их зависит от вида актиномицетов и условий их роста, они могут быть мелкими — 0,5—2 *мм* и крупными — до 1 *см* и более. Внешний вид колоний также различен: колонии бывают с гладкой, бугристой, складчатой и зернистой поверхностью.

Воздушный мицелий актиномицетов формируется на поверхности колонии. Нити его отходят от мицелия колонии, разрастаются в густую пушистую, бархатистую или мучнистую массу. Нередко воздушный мицелий развивается слабо в виде небольшого налета, а некоторые организмы и вовсе лишены его.

Исследованиями последних лет было показано, что поверхность клеток воздушного мицелия отличается от поверхности субстратного мицелия. На поверхности клеток воздушного мицелия обнаружен рыхло связанный слой, построенный из очень тонких нитевидных частиц и различных фибриллярных телец. Субстратный мицелий называют первичным, а воздушный — вторичным.

Есть сообщения и о том, что способность образования воздушного мицелия у актиномицетов может быть стимулирована или подавлена при добавлении в питательную среду определенных веществ.

Исследователи наблюдали случаи, когда естественная потеря способности формировать воздушный мицелий у некоторых актиномицетов восстанавливается при добавке в питательную среду витаминов (биотин), аминокислот (метионин) и других веществ.

Клетки актиномицетов состоят из нескольких основных частей. На рисунке 84 показан общий план строения клетки актиномицетов. Клетка ограничена оболочкой — стенкой, толщина которой от 0,01 до 0,03 *мкм*. На поверхности оболочек мицелия расположена слизистая капсула. Обычно она очень тонкая и не обнаруживается при микроскопическом анализе, но у отдельных представителей лучистых грибков наблюдается обильное, видимое простым глазом скопление слизи, которое является специфическим признаком определенных групп организмов.

Оболочка актиномицетов в целом представляет собой относительно неплотную систему. Через нее в клетку могут проникать многие химические соединения, например белок, антибиотики, аминокислоты и многие другие вещества.

Оболочка принимает участие в общем обмене веществ и образовании различных продуктов жизнедеятельности клетки — метаболитов. Оболочка построена так же, как и у грамположительных бактерий, и состоит из белковых, липидных, мукополисахаридных компонентов.

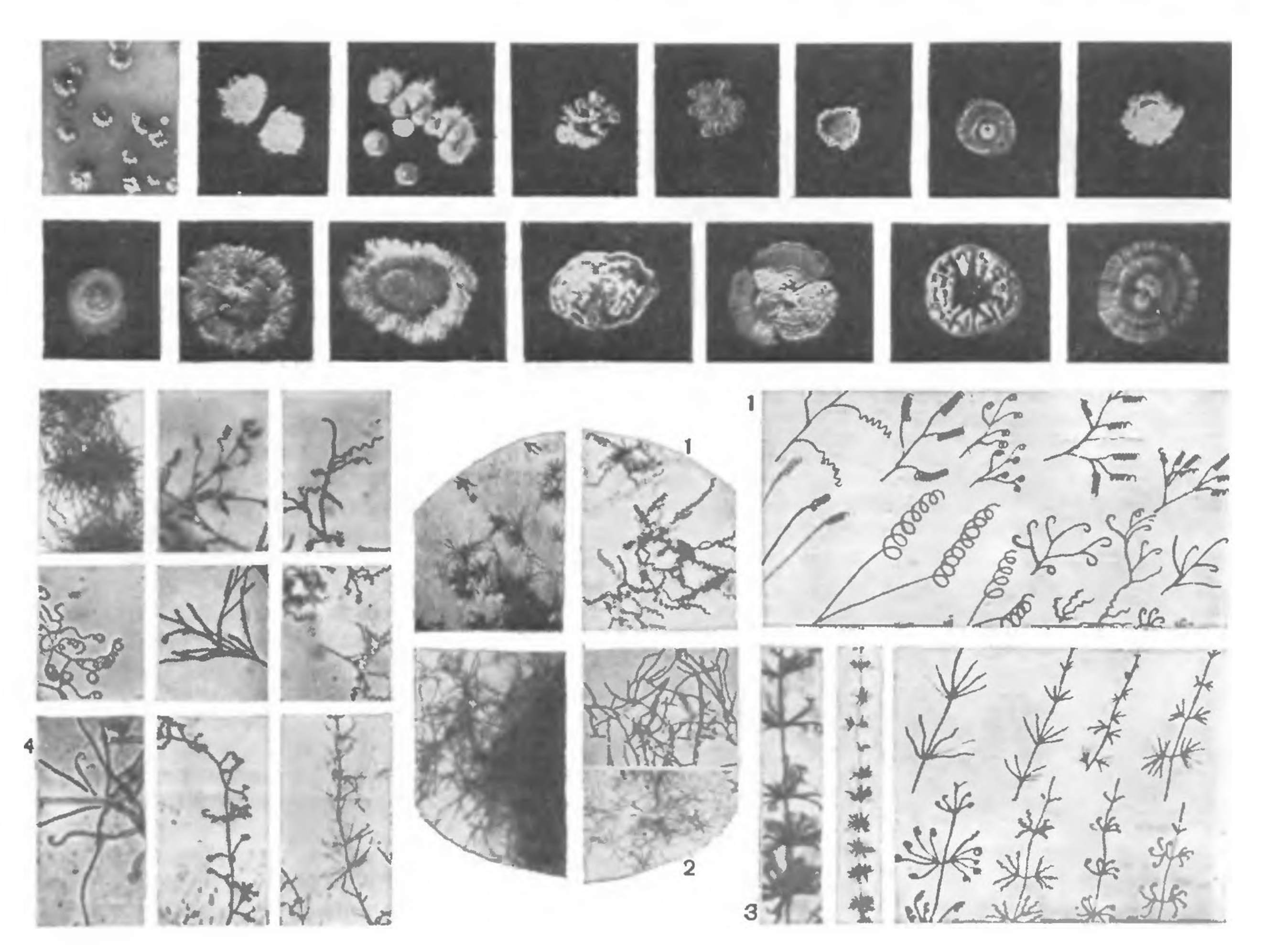


Рис. 83. Вверху — форма колоний актиномицетов на поверхности плотных питательных сред. Внизу — типы спороносцев: *1* — спиральные; *2* — прямые; *3* — мутовчатые; *4* — примитивные.

У отдельных групп актиномицетов в оболочках содержатся фосфорные соединения, тейхоевые кислоты, количество которых у разных представителей актиномицетов не одинаковое.

Многие исследователи пытаются подразделить организмы на группы в зависимости от химического состава оболочек. Так, американские микробиологи лучистые грибки делят на 6 групп в зависимости от содержания в оболочках разных стереоизомеров диаминопимелиновой кислоты (ДАП), аминокислот и сахаров. Другие ученые считают, что пока нет достаточных экспериментальных сведений, которые позволили бы делить организмы на соответствующие группы по химическому составу их оболочек.

Состав оболочек, по-видимому, не может служить единственным критерием для разделения актиномицетов, так как у одной и той же группы культур в оболочках находят различные по составу компоненты.

Под оболочкой у актиномицетов, как и у всех других микроорганизмов, находится цитоплазматическая мембрана. Мембрана актиномицетов принимает участие в процессах обмена веществ, а также при делении клеток. Рост мембраны приводит к впячиванию ее внутрь клеток, в результате чего образуется поперечная перегородка. Исследования японских специалистов и других авторов показали, что цитоплазматическая мембрана принимает участие и в образовании спор.

Цитоплазма клетки состоит из оптически плотных скоплений различных размеров, рисунка и сложности. В цитоплазме имеется также нуклеоид, заполненный сетью переплетенных нитей ядерного вещества. Ядерное вещество не имеет мембраны и не отделено от цитоплазмы. В старых культурах цитоплазма мицелия приобретает грубозернистую структуру, распадается на отдельные комочки. Нити одной и той же культуры не равноценны по со-

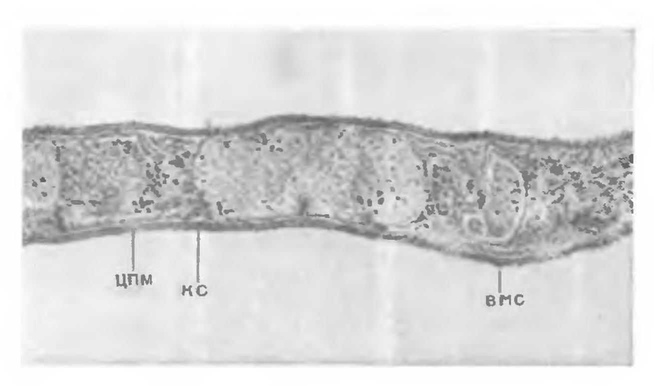


Рис. 84. Ультраструктура клеток актиномицета Act. streptomycini. Окружает клетку плотная клеточная стенка (КС), за ней идет трехслойная мембрана (ЦПМ). Центральная часть клетки заполнена цитоплазмой, в которой хорошо видны рибосомы и мембранные структуры (ВМС). Увел. × 30 000.

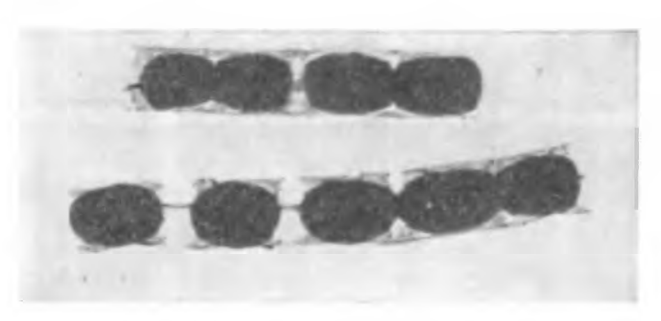


Рис. 85. Фрагментационный способ образования спор.

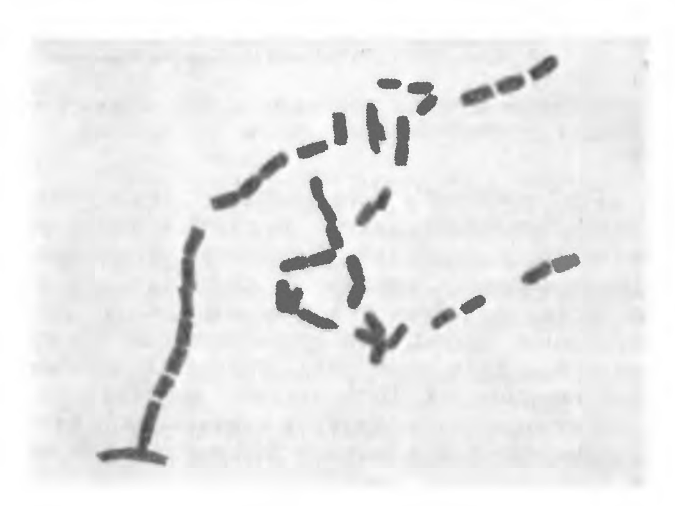


Рис. 86. Сегментационный способ образования спор.

стоянию цитоплазмы и составу оболочки. В цитоплазме актиномицетов обнаружены растворимые и нерастворимые полифосфаты, полисахариды, а у отдельных культур — жировые вещества. При ультрамикроскопическом анализе клеток лучистых грибков в цитоплазме выявляются особые структуры мезосомы с тонким мембранным строением. Наблюдается связь этих структур с цитоплазматической мембраной. Эти мембранные тельца расположены или беспорядочно, или в виде концентрических колец, рыхлые либо плотно сжатые, в одних клетках их больше, в других — меньше. Во внутрицитоплазматических мембранах концентрируются окислительные ферменты.

При спорообразовании в клетках наблюдаются следующие изменения: хроматиновое вещество разделяется на комочки различной формы и величины, располагающиеся вдоль спороносной гифы, вокруг них концентрируется цитоплазма. Затем вся цитоплазма расчленяется на участки — п р о с п о р ы, которые покрываются собственной оболочкой и затем превращаются в споры.

В нитях актиномицетов, кроме хроматиновых зерен, имеются гранулы волютина, который образуется и накапливается в зависимости от состава среды, условий роста и возраста культур. Появление волютиновых гранул в цитоплазме клеток актиномицетов сопровождается резким снижением антибиотической продуктивности мицелия.

Волютиновые гранулы содержат РНК и кислотонерастворимые полифосфаты. Причем состав волютина гиф разного возраста неодинаков: на ранних стадиях развития культур в волютиновых гранулах содержится большее количество РНК, на более поздних стадиях основными компонентами волютина являются полифосфаты. Волютин — не обязательный структурный элемент клеток актиномицетов. Волютиновые гранулы появляются обычно на более поздних стадиях развития культуры в условиях нарушенного баланса между отдельными компонентами питательной среды. При культивировании актиномицетов на некоторых средах (особенно при глубинном выращивании) в цитоплазме гиф появляются в а к у о л и в виде маленьких или крупных пузырьков. Содержимое вакуолей в молодых гифах однородное. В зрелых нитях мицелия встречаются крупные зернистые вакуоли. Предполагается, что эти вакуоли образуются из запасных веществ. Клетки мицелия представителей лучистых грибков хорошо окрашиваются основными анилиновыми красками: метиленовой синью, метиловым фиолетовым, карболовым фуксином и др.

Характерной особенностью всех лучистых грибков является их способность окрашиваться по Граму положительно.

Клетки лучистых грибков устойчивы к щелочным условиям среды и действию протеолитических ферментов (трипсина, пепсина). Грамположительные формы микробов более чувствительны к действию антибиотиков, чем грамотрицательные, и менее чувствительны к реактивам:

анилину, фенолу, этиловому спирту, бензолу, хлороформу и др.

У разных представителей лучистых грибков способы размножения различны. Актиномицеты имеют специальные спороносные органы — спороносцы, или спорангии. Спороносцы у актиномицетов различаются по своему строению и расположению: прямые, длинные или короткие, волнистые; спирально закрученные; число завитков от 1 до 10 и более. Завиток может быть растянутым или плотно сжатым. Расположение спороносных веток моноподиальное (последовательное), мутовчатое и пучкообразное, супротивное. В мутовках спороносные ветки могут быть прямыми и спиральными.

На рисунке 83 показаны основные типы строения спороносцев актиномицетов.

Для актиномицетов характерно образование спор — конидий. Споры формируются на воздушном мицелии, в отдельных случаях — на субстратном мицелии. Отмечено два типа образования спор—фрагментационное и сегментационное. Фрагментационный процесс характеризуется тем, что вокруг ядерных элементов, равномерно распределенных по гифе, концентрируется цитоплазма, которая покрывается собственной оболочкой и превращается в зрелую спору. Оболочка спороносных нитей некоторое время сохраняется, затем распадается, споры высыпаются и в соответствующих условиях снова прорастают, образуя гифы новых колоний актиномицетов (рис. 85).

При сегментационном образовании спор наблюдается простое деление спороносных клеток. На всем протяжении ветки образуются поперечные перегородки, и спороносец расчленяется на ряд равномерных клеток—спор. Перед сегментацией в спороносящей ветке происходит деление ядерного вещества, образуется столько зерен хроматина, сколько будет спор. Вокруг хроматиновых зерен также концентрируется плазма клетки. Когда споры созревают, спороносец распадается на отдельные споры (рис. 86).

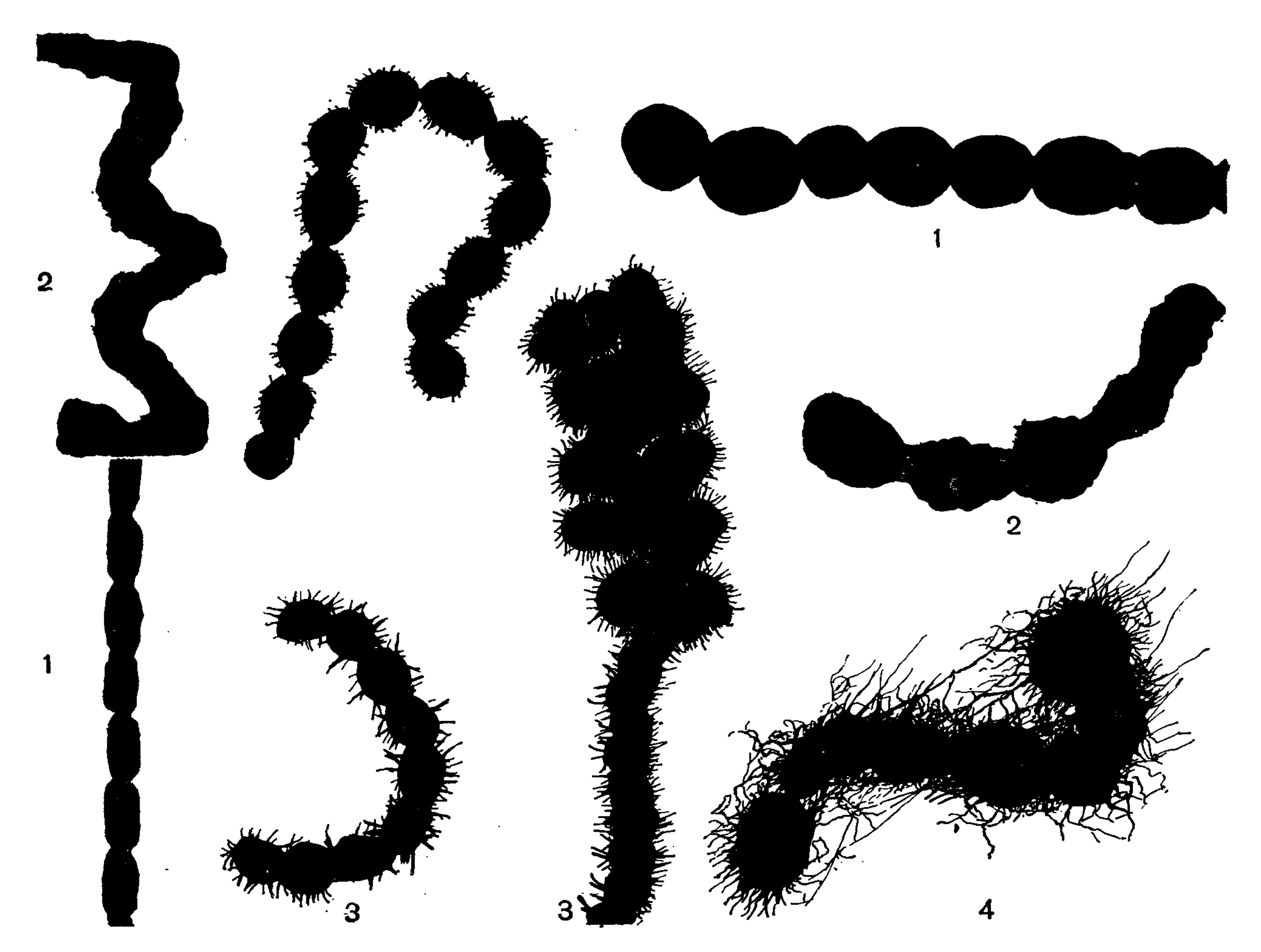


Рис. 87. Поверхность оболочки спор у актиномицетов: *1* — гладкая; *2* — бугристая; *3* — шиповидная; *4* — волосистая.

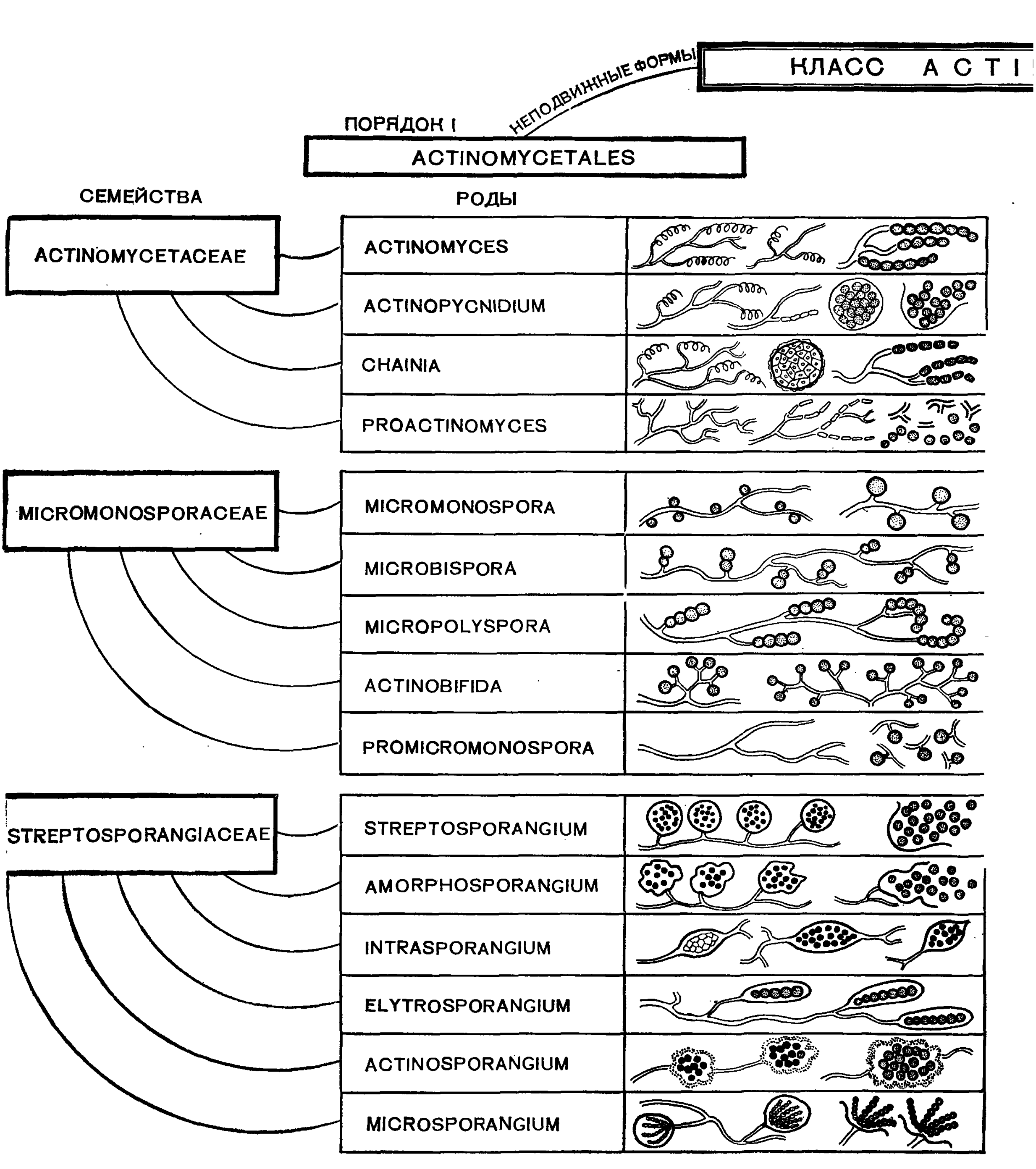
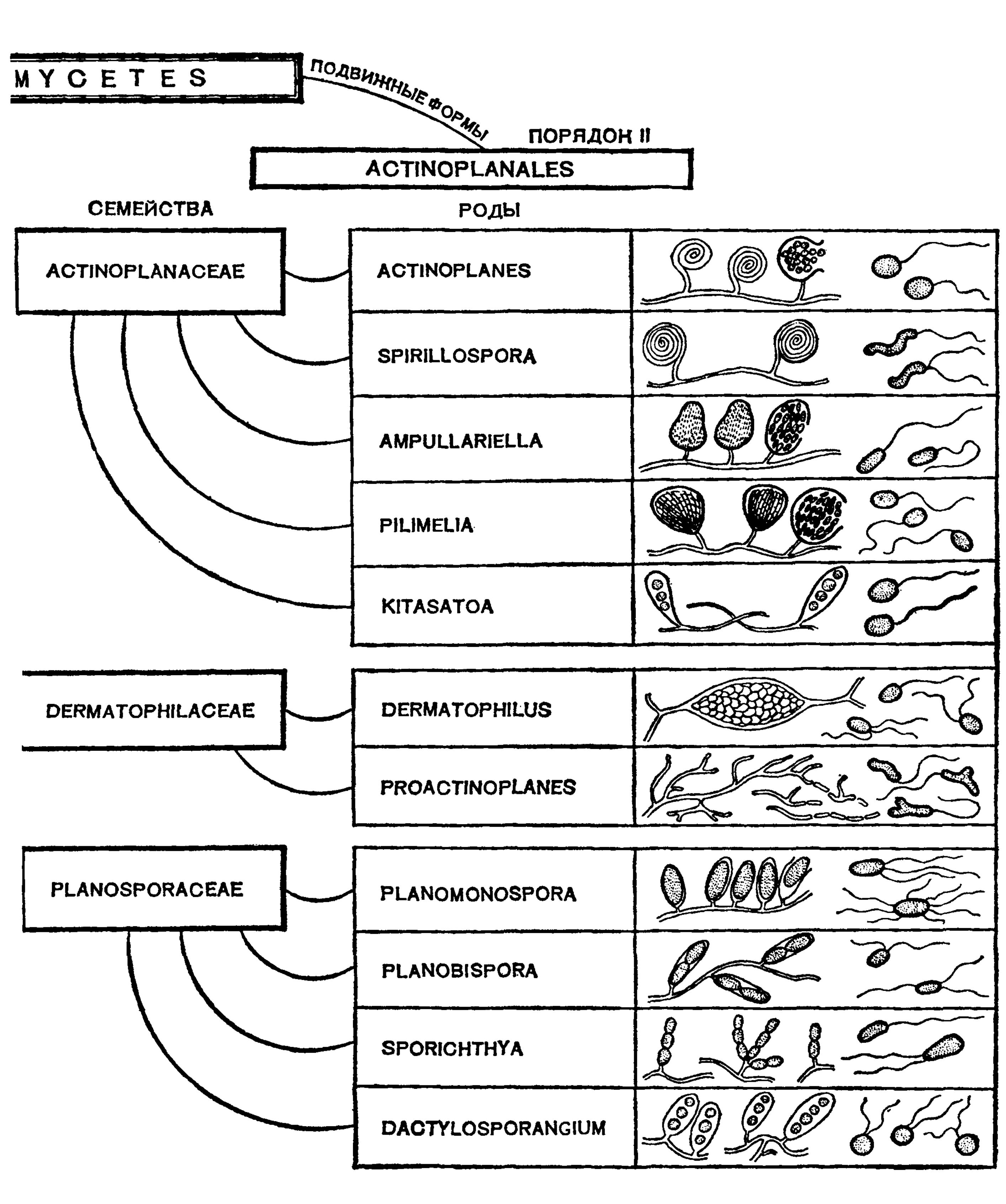


Рис. 88. Схема таксонов высших форм актиномицетов (Actinomycetes).



MYCETES
ПОДВИЖНЫЕ ФОРМЫ
ПОРЯДОК II
ACTINOPLANALES
СЕМЕЙСТВА
РОДЫ
ACTINOPLANACEAE
ACTINOPLANES
SPIRILLOSPORA
AMPULLARIELLA
PILIMELIA
KITASATOA
DERMATOPHILACEAE
DERMATOPHILUS
PROACTINOPLANES
PLANOSPORACEAE
PLANOMONOSPORA
PLANOBISPORA
SPORICHTHYA
DACTYLOSPORANGIUM

Споры актиномицетов различаются по форме. Они бывают шаровидными, цилиндрическими, палочковидными, грушевидными. У одних видов актиномицетов поверхность оболочки спор имеет шиповидную, бугристую, волосовидную структуры, у других — поверхность оболочки гладкая (рис. 87). Этот признак используется для определения принадлежности актиномицетов к той или иной группе.

По сравнению с вегетативными клетками споры обладают повышенной устойчивостью к действию неблагоприятных факторов. Так, культуры актиномицетов, высушенные до воздушно-сухого состояния, могут сохранять жизнеспособность в течение нескольких лет. Споры устойчивы и к механическому воздействию: при растирании культур в смеси с частицами песка споры не теряют жизнеспособности, тогда как соответствующие им по размеру фрагменты вегетативного мицелия погибают. Имеются сведения, что споры актиномицетов могут свободно переноситься по воздуху.

Прорастание спор у лучистых грибков однотипное. На свежей питательной среде они сначала несколько разбухают, затем на поверхности появляются бугорки — почки, которые, удлиняясь, прорастают в длинные нити. Нити ветвятся, формируя мицелий — колонии лучистых грибков.

Актиномицеты могут размножаться также обрывками мицелия разной длины, от едва заметного комочка до палочковидных элементов. Культуры актиномицетов пересеваются с помощью комочков субстратного или воздушного мицелия или самой колонии. Во всех случаях вырастают нормальные клетки дочернего организма, свойственные данному виду.

Группы лучистых грибков отличаются по способу образования органов плодоношения, что служит признаком для деления их на семейства, роды.

Классификация лучистых грибков

Для систематики актиномицетов были использованы основные признаки, которыми характеризуются представители этой группы микробов. При этом учитывались данные изучения экспериментальной морфологической изменчивости различных групп антиномицетов, строение и развитие органов плодоношения, характер спороносцев, строение оболочки спор. По этим признакам лучистые грибки разбиваются на крупные таксоны. Дальнейшая дифференциация на виды основана главным образом на физиолого-биохимических свойствах лучистых грибков.

При определении видов актиномицетов учитывают их способность образовывать красящее вещество (пигменты), расти на питательных средах с определенным набором веществ, образовывать специфические вещества, как-то: антибиотики, ферменты, токсины и др. Выращивая организмы в одних и тех же условиях, можно легко выявить различия между ними, морфологическое, культуральное, физиологическое и биохимическое сходство. На рисунке 88 приведена схема классификации лучистых грибков (высшие формы). Класс Actinomycetes состоит из двух порядков. Actinoplanales — подвижные и Actinomycetales — неподвижные формы. Класс объединяет 6 семейств, в которые входят 26 родов. В таблице схематично показано, как образуются в каждом семействе, роде органы плодоношения — спорангии, споры — и чем они отличаются друг от друга.

СЕМЕЙСТВА АКТИНОМИЦЕТЫ (ACTINOMYCETACEAE), МИКРОМОНОСПОРОВЫЕ (MICROMONOSPORACEAE) И СТРЕПТОСПОРАНГИЕВЫЕ (STREPTOSPORANGIACEAE)

У микроорганизмов рода Actinomyces, входящих в семейство Actinomycetaceae, образование спор происходит на прямых или спирально закрученных ветках — спороносцах воздушного мицелия. Споры формируются одновременно на всем протяжении спороносца; образуются длинные цепочки, в которых содержится от 30 до 50 спор. Эта группа организмов наиболее распространенная. Характерной особенностью рода актинопикнидиум (Actinopycnidium), описанного в 1962 году, является наличие плодовых тел типа пикнид. Формируются они при сплетении нитей мицелия. Наружные нити мицелия образуют сплошную оболочку. Гифы внутри пикнид распадаются на короткие элементы, из которых формируются пикнидо-споры. Когда оболочка пикнид разрушается, споры высыпаются наружу.

Типичным признаком представителей рода чайниа (Chainia) является способность образовывать особые плодовые тела — склероции, внутри которых спор нет. Размножаются эти организмы спорами, которые формируются на спиральных или неспиральных спороносцах.

Организмы из рода проактиномицес (Proactinomyces) размножаются оидиоспорами, которые формируются путем сегментации на коротких спороносцах. Мицелий этих организмов часто распадается на палочковидные и кокковидные формы. По характеру строения и развития мицелия род проактиномицетов разделяется на 2 типа —актиноидный и проактиномицетный. У актиноидного типа культур

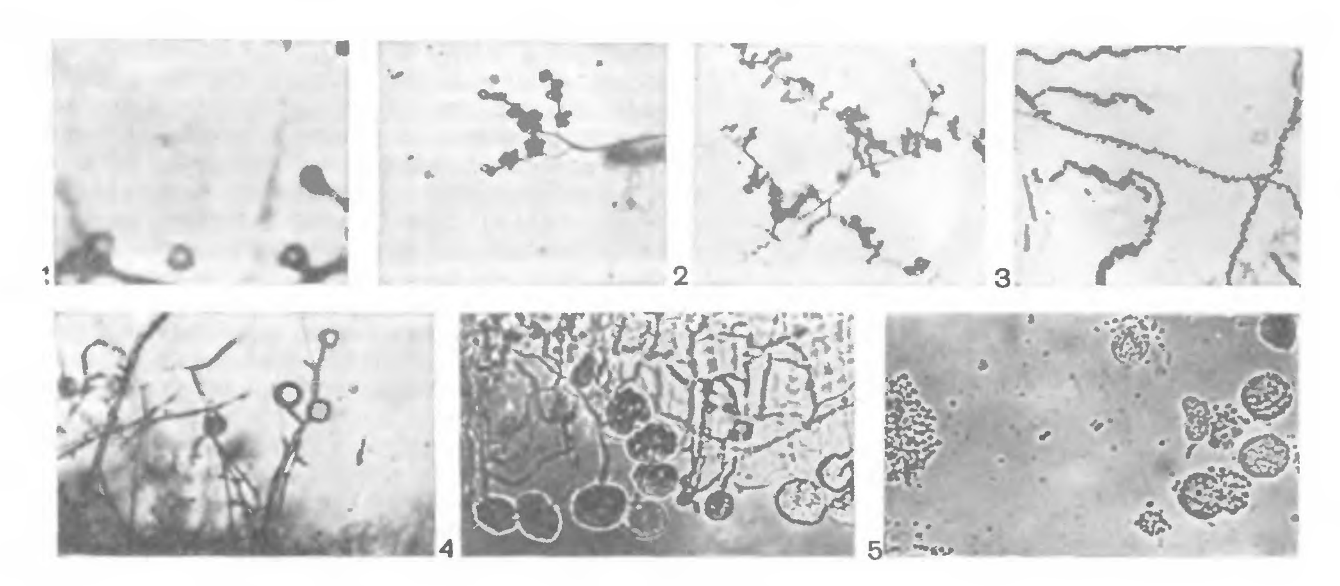


Рис. 89. Рост культур из семейств Micromonosporaceae и Streptosporangiaceae:

1 — культуры рода Micromonospora; *2* — культуры из рода Microbispora; *3* — культуры из рода Micropolyspora; *4* — формирование спорангиев у культур из рода Streptosporangium; *5* — зрелые спорангии и выход из них спор у Streptosporangium.

образуется воздушный мицелий, ветки которого имеют спороносцы. Мицелий расчленяется на нити и палочки. У культур проактиномицетного типа мицелий существует короткое время, он быстро расчленяется на короткие палочки и кокковидные клетки.

Все семейство микромоноспоровых (Micromonosporaceae) характеризуется общим признаком — способностью формировать споры на коротких спороносцах: по одной споре — род микромоноспора (Micromonospora); по две — род микробиспора (Microbispora); по нескольку спор — род микрополиспора (Micropolyspora, рис. 89, *1*, *2*, *3*). Род актинобифида (Actinobifida) характеризуется дихотомическим ветвлением спороносных веток. На конце спороносца формируется одна спора. Организмы рода промикромоноспора (Promicromonospora) характеризуются тем же строением и развитием, что и микроорганизмы рода Proactinomyces, входящего в семейство Actinomycetaceae, прежде всего распадающимся мицелием, но плодоношение у этих организмов другое, как у семейства микромоноспоровых,— на коротких ветках мицелия формируются одиночные споры — конидии.

Представителям семейства стрептоспорангиевых (Streptosporangiaceae) свойственно образование плодовых тел — спорангиев, в которых формируются споры. Способы образования спорангиев различны. У рода стрептоспорангиум (Streptosporangium) (рис. 89, *4*,*5*) формирование спорангиев происходит путем спирального закручивания спороносящих веток,



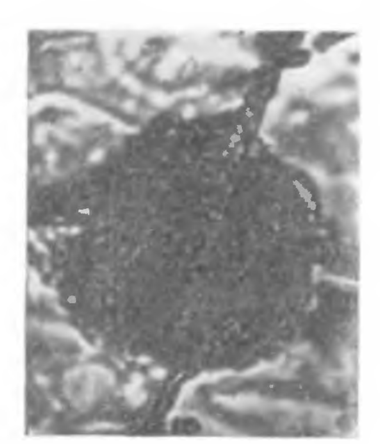



Рис. 90—91. Гифы и спорангии у культур из рода Actinosporangium.

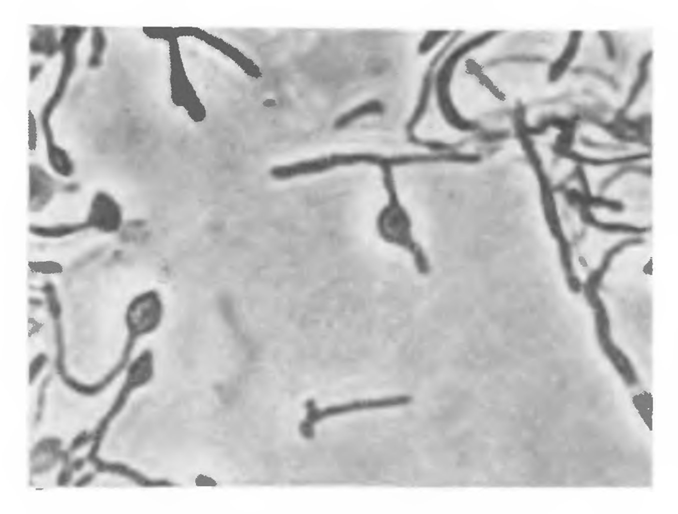


Рис. 92. Внутригифное (интеркалярное) образование спор у культуры из рода Intrasporangium.

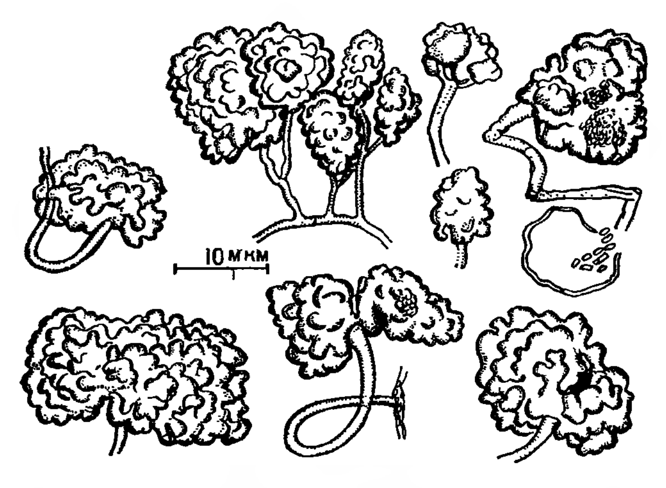


Рис. 93. Разнообразные формы спорангиев у Amorphosporangium.



Рис. 94. Анастомоз у актиномицетов. Увел. × 20 000.

образуются шаровидные клубочки, покрытые общей оболочкой. Внутри этих клубочков нити расчленяются на короткие клетки — споры. При прорастании спор образуются 1—3 выроста, которые удлиняются, образуя мицелий. У представителей рода актиноспорангиум (Actinosporangium) споры формируются в скоплениях слизистой бесформенной массы типа спорангиев, но без оболочки. На рисунках 90—91 показаны последовательные этапы образования слизистых спорангиев у культур этого рода. При обильном образовании спорангиев колонии приобретают черную окраску.

В отличие от других форм у представителей рода микроспорангиум (Microsporangium) споры формируются в спорангиях на особых ветках — с п о р о ф о р а х, которые расположены пучками, прикрепленными к основанию спорангия (подобно кисточке).

У организмов рода интраспорангиум (Intrasporangium) споры формируются также в спорангиях. В отличие от других организмов, образование спорангиев происходит интеркалярно (внутригифно). В разных участках нитей мицелия образуется вздутие округлой или лимоновидной формы (от 5 до 20 *мкм* в диаметре). Спорангии заполнены кокковидными спорами (рис. 92).

У представителей рода элитроспорангиум (Elytrosporangium) споры формируются внутри бобовидных спорангиев в виде цепочек, которые образуются последовательно одна за другой. У организмов рода аморфоспорангиум (Amorphosporangium) спорангии, в которых находятся споры, имеют разнообразную неправильную форму (рис. 93).

Все вышеописанные организмы относятся к первому порядку лучистых грибков — Actinomycetales.

СЕМЕЙСТВА АКТИНОПЛАНЫ (ACTINOPLANACEAE), ДЕРМАТОФИЛЫ (DERMATOPHILACEAE) И ПЛАНОСПОРОВЫЕ (PLANOSPORACEAE)

Эти семейства относятся ко второму порядку — Actinoplanales и объединяют организмы, которые в процессе развития образуют особые органы плодоношения и подвижные споры.

Подвижными могут быть также фрагменты нитей вегетативного мицелия. Споры формируются в плодовых телах — с п о р а н г и я х. Фрагменты образуются путем дробления нитей мицелия без формирования плодовых тел. Споры и клетки фрагментов снабжены жгутиками, число которых у разных представителей варьирует.

Семейство актиноплан состоит из 5 родов. Организмы, входящие в это семейство, име-

ют хорошо развитый субстратный и воздушный мицелий, не отличающийся от мицелия актиномицетов, но образующий подвижные споры, которые формируются в спорангиях. Спорангии имеют оболочку, форма их может быть различной: грушевидной у представителей рода ампуллариелла (Ampullariella), бочковидной у организмов рода пилимелиа (Pilimelia).

У организмов рода китазатоа (Kitasatoa) споры формируются путем отчленения спороносца; образуются короткие цепочки, которые покрыты уплотненной слизистой капсулой, похожей на спорангии. Настоящие спорангии не выявлены.

На таблице 39 показано общее строение представителей рода актинопланес (Actinoplanes) и споры со жгутиками, подвижная клетка организма из рода дерматофилюс (Dermatophilus), фрагмент мицелия со жгутиками представителей рода проактинопланес (Proactinoplanes).

Представители семейства дерматофилы (Dermatophilaceae) в процессе развития не образуют спорангиев. Культуры имеют хорошо развитый мицелий, который расчленяется на палочки и кокки. Клетки снабжены жгутиками (род проактинопланес — Proactinoplanes). У представителей рода дерматофилюс (Dermatophilus) нити мицелия в отдельных частях подвергаются дроблению в разных направлениях, образуются веретеновидные раздутые участки мицелия. Формирующиеся в результате дробления нитей клетки снабжены жгутиками.

Организмы, объединяемые в семейство планоспоровых (Planosporaceae), имеют споры на коротких ножках мицелия. Споры палочковидные, со жгутиками, формируются открыто, окружены слизистой капсулой, одиночные, парные или сгруппированы в короткие цепочки. В это семейство входит 4 рода: планомоноспора (Planomonospora), планобиспора (Planobispora), спорихтиа (Sporichthya) и дактилоспорангиум (Dactylosporangium), отличающиеся между собой количеством образующихся на гифах спор.

Для актиномицетов описано соединение нитей мицелия при помощи так называемых анастомозов. Ветка одной нити своим дистальным концом прикасается к оболочке другой нити, оболочки их растворяются, образуется канал, соединяющий две нити (рис. 94). Этот процесс — соединение гиф — можно рассматривать как автогамию — слияние ядерных элементов и цитоплазмы (примитивная форма полового процесса). У некоторых организмов можно наблюдать при прорастании спор образование проростков — коротких трубочек, которые соединяются с трубочками другой споры. На месте их соединения образуется новый росток.

Были описаны процессы рекомбинации у актиномицетов, при которых клетки двух разных культур с определенными признаками соприкасаются оболочками. В результате из клетки в клетку передаются определенные генетические признаки. Выросшие из таких смешанных культур колонии нового организма обладают свойствами двух находившихся в контакте исходных культур.

Культуральные свойства лучистых грибков

Представители разных групп лучистых грибков обычно хорошо растут на синтетических питательных средах, как на плотных агаризованных, так и на жидких. Развитие микроорганизмов зависит от состава и реакции питательной среды, температурного и воздушного режимов, света, количества и качества посевного материала и других факторов. Из культуральных показателей для разделения актиномицетов на группы наиболее значима окраска культур — пигментация. По этому признаку лучистые грибки делятся на две группы — бесцветные и пигментированные. Первые при росте на питательных средах не образуют никаких красящих веществ. Воздушный мицелий таких актиномицетов может быть белым, светло-серым, кремовым, нижняя сторона колонии бесцветная. Актиномицеты второй группы образуют красящие вещества — пигменты. Колонии их при росте на питательных средах приобретают различную окраску: синюю, фиолетовую, красную, розовую, желтую, оранжевую, зеленую, черную, коричневую. Часто колонии окрашены в смешанные тона (табл. 40).

Пигменты образуются при свободном доступе кислорода. В анаэробных условиях многие культуры становятся бесцветными, пигмент исчезает.

Пигменты актиномицетов обладают разнообразными химическими и физическими свойствами. Одни из них хорошо растворяются в воде и этиловом спирте; другие не растворяются в воде, но растворяются в спирте, эфире и других органических растворителях; третьи не растворяются ни в воде, ни в органических растворителях.

Нерастворимые пигменты тесно связаны с плазмой, не выделяются из клетки и, следовательно, не проникают в питательную среду. Пигменты, растворимые в воде, легко выделяются наружу и проникают в среду, окрашивая ее в соответствующий цвет.

Многие актиномицеты имеют внешне одинаковую синюю окраску, но оказалось, что красящие вещества их неоднородны как по химическому составу, так и по биологическим свойствам. Установлено, что в основном кра-

сящие вещества синих актиномицетов относятся к хинонам. Синие пигменты чувствительны к реакции среды и могут менять свою окраску под действием кислот и щелочей, приобретая соответственно красный или синий цвет. При помощи препаративной хроматографии на бумаге ученым удалось установить, что синие пигменты состоят из 3 или 5 компонентов.

Среди лучистых грибков есть культуры синего цвета, но их пигменты иной природы. Такие пигменты в кислых растворах приобретают желто-красную окраску, а в щелочных — зелено-синюю.

Красящие вещества, образуемые фиолетовыми актиномицетами, очень сложны и состоят из большого числа компонентов (до 15). Первый антибиотик мицетин был получен из культуры актиномицетов фиолетовой окраски.

При изучении красно-оранжевых актиномицетов установлено, что пигменты их близки к липоактинохромам грибов. Такие пигменты не растворяются в воде. Оранжевые проактиномицеты способны образовывать каротиноидные пигменты, подобные пигментам моркови.

Среди лучистых грибков, образующих желтые пигменты, найдены такие, которые продуцируют значительное количество рибофлавина — витамина, содержащегося в молоке. У культур, окрашенных в зеленый цвет, зеленые пигменты отличаются физико-химическими свойствами. В основном это железосодержащие соединения. У одного из этих пигментов установлен элементарный состав. Интересно, что в нем содержится до 9% железа. Пигмент назван ферровердином.

Около 50% культур актиномицетов способны образовывать бурое вещество. Побурение культур наблюдается и среди актиномицетов, пигментированных в иные цвета. Установлено, что бурый цвет обусловлен наличием пигмента меланоидного типа, а также способностью актиномицетов продуцировать ферменты тирозиназу и лакказу. По данным некоторых ученых, ферментные системы типа лакказы участвуют в образовании гумуса и гумусоподобных веществ. Бурые соединения различных актиномицетов отличаются физико-химическими и биологическими свойствами. Используя данные о характере и условиях образования бурого вещества, исследователи разделили актиномицеты на группы, каждая из которых характеризуется своими, отличными от других групп организмов свойствами.

Физиологические и биохимические свойства лучистых грибков

Лучистые грибки очень неразборчивы в выборе пищи. Они могут развиваться на скалах, где имеются только ничтожные количества питательных веществ, в грунтах, содержащих углеводороды, и в почвах, разлагая при этом гумусовые вещества, труднодоступные для других микроорганизмов. Актиномицеты успешно конкурируют с другими микроорганизмами почвы, способны легко изменяться под влиянием окружающих условий и приспособляться к среде. Благодаря таким свойствам они широко распространены в природе, могут легко выращиваться в лабораторных условиях.

Лучистые грибки культивируют на жидких и твердых питательных средах растительного и животного происхождения. Наиболее распространенными питательными средами для выращивания актиномицетов являются мясопептонный агар (МПА), картофельный агар (КА) и синтетический агар (СА), состоящий из набора солей ($NaCl$, KNO_3, K_2HPO_4, $MgSO_4$). Всеядность актиномицетов указывает на наличие у этих организмов систем, обеспечивающих возможность существования в различных субстратах.

Представители лучистых грибков используют в качестве источников азотного питания различные соединения минерального азота в виде нитратов, аммонийных солей. Способность усваивать тот или иной источник минерального азота у разных представителей лучистых грибков различна. Одна группа культур предпочитает усваивать нитраты; другая — аммонийные соли (NH_4NO_3, NH_4Cl). Лучистые грибки используют азот и из органических соединений (мочевина, пептон, различные аминокислоты). Степень усваивания аминокислот у разных культур различна. Так, аспарагиновая и глутаминовая кислоты и пролин ассимилируются почти всеми организмами, хуже усваиваются гистидин, лейцин, серин. Некоторые аминокислоты (аргинин, тирозин, аланин) стимулируют у пигментированных культур способность окрашиваться более интенсивно. Почти все представители лучистых грибков могут расщеплять различные белки (казеин, желатин, кератин).

Описаны, кроме того, автотрофные актиномицеты, которые хорошо развиваются на минеральных средах в присутствии углекислого газа как единственного источника углеродного питания. Большинство лучистых грибков гетеротрофы. Они усваивают углерод из клетчатки, органических кислот, полисахаридов, спиртов, крахмала, глицерина и др. У лучистых грибков отмечается большое разнообразие в усвоении различных источников углеродного питания. Сахароза, глюкоза, манноза, левулеза усваиваются почти всеми актиномицетами.

Свойство организмов по-разному относиться к источникам углеродного питания используется в диагностических целях для разделения

изучаемых организмов на соответствующие группы. Многие представители лучистых грибков хорошо усваивают углеводороды (керосин, парафин, бензин).

В литературе описаны культуры актиномицетов и проактиномицетов, которые способны потреблять углерод из других органических соединений, трудно поддающихся разложению (каучук, поливиниловые пленки, битумы, асфальты).

В развитии лучистых грибков большую роль играют микроэлементы. Так, недостаток марганца вызывает у проактиномицетов формирование раздутых нитей. Для активного развития проактиномицетов, кроме марганца, необходим цинк. Присутствие в среде марганца стимулирует продуцирование определенными культурами актиномицетов антибиотика стрептомицина. Необходимыми элементами для роста и развития отдельных актиномицетов являются калий, магний, цинк, железо. Для продуцирования культурами витамина B_{12} необходим кобальт.

Присутствие больших доз микроэлементов может оказывать угнетающее действие на рост и развитие культур.

Естественные радиоактивные вещества стимулируют быстрый рост и развитие микробов. У пигментных культур актиномицетов под их действием ускоряются образование пигмента, процесс образования аминокислот, накапливается большое количество биомассы.

Способность лучистых грибков поселяться, расти, размножаться на многих субстратах, использовать для своего развития самые различные источники питания объясняется тем, что в клетках этих организмов есть набор разнообразных ферментов, благодаря которым культуры могут разрушать и образовывать сложные органические вещества. Набор ферментов в клетке обеспечивает также все необходимые жизненные процессы, происходящие в ней, включая и ее воспроизведение. Представители лучистых грибков образуют протеолитические ферменты—п р о т е а з ы, с помощью которых культуры разлагают белки животного и растительного происхождения.

Белки разлагаются актиномицетами или до конечных продуктов (сероводорода, аммиака и воды), или до образования промежуточных веществ (пептонов, аминокислот). Интенсивность разложения белков зависит от условий аэрации, состава питательной среды, температуры и других факторов.

Среди лучистых грибков есть организмы (особенно среди рода Actinomyces), способные разрушать кератин (основной компонент роговых частиц, волос) при помощи фермента кератиназы.

Имеются культуры, у которых обнаружен фермент хитиназа, разлагающий хитин (ороговевшие части насекомых, животных).

У многих представителей лучистых грибков выявлен фермент амилаза, при помощи которого организмы расщепляют крахмал с различной интенсивностью, в зависимости от вида культуры. Одни культуры разлагают крахмал до декстринов, другие — до сахаров. У некоторых актиномицетов обнаружен фермент инвертаза, который расщепляет сахарозу на легкоусвояемые сахара — глюкозу и фруктозу. Отмечено, что проактиномицеты могут усваивать сахарозу без ее разложения.

Актиномицеты способны расщеплять при помощи фермента липазы жиры и жироподобные вещества.

Многие актиномицеты могут активно преобразовывать (трансформировать) некоторые соединения в биологически активные вещества — г о р м о н ы (кортизон, преднизон, преднизолон и др.). Найдены актиномицеты, которые способны трансформировать особые, полициклические соединения — с т е р о и д ы — с образованием стероидных гормонов, являющихся регуляторами ферментативных процессов в организмах.

Лучистые грибки содержат и окислительно-восстановительные ферменты. Один из таких ферментов — л а к к а з а, при помощи которого разлагаются фенольные соединения гидрохинон, катехол и др.

Большинство лучистых грибков развивается при свободном притоке кислорода. Однако отдельные культуры могут расти и при некотором ограничении доступа кислорода. Строгие анаэробы среди лучистых грибков встречаются редко.

Среди проактиномицетов анаэробы встречаются чаще, чем среди актиномицетов, они обнаруживаются в организме животных и человека.

Большинство лучистых грибков растет и развивается при температуре в пределах 25—30 °С (мезофилы). Термофильные организмы с температурным оптимумом роста 45—60 °С встречаются редко и чаще всего обнаруживаются среди микромоноспор.

Термотолерантные. т. е. устойчивые к высоким температурам, актиномицеты выдерживают нагревание до 60—70 °С в течение часа. Наблюдается повышенная устойчивость к нагреванию и у спор мезофильных актиномицетов. Для нормального роста лучистых грибков лучшей питательной средой является среда с нейтральной или слабо щелочной реакцией (pH 7—7,2).

Лучистые грибки хорошо переносят высушивание. Так, некоторые культуры актиномицетов после девятилетнего пребывания в сухом виде

в лабораторных условиях не потеряли своей жизнеспособности.

Лучистые грибки могут развиваться и при низкой влажности субстрата. Показано, что оптимальной влажностью для актиномицетов является 60% (от полной влагоемкости). При 23—30-процентной влажности почвы актиномицеты преобладают над прочими микроорганизмами, а при 8—10-процентной остаются единственными растущими представителями почвенной микрофлоры.

Одна из характерных особенностей лучистых грибков — большая изменчивость. При наблюдении в микроскопе культур актиномицетов можно легко обнаружить разнообразие морфологии клеток. Одни клетки имеют однородную плазму, другие — зернистую, вакуолистую. Величина отдельных клеток может также сильно колебаться. Гифы мицелия в отдельных участках выглядят раздутыми и не окрашиваются основными красками. В других участках гифы могут покрываться почкообразными выростами. Можно сказать, что в культурах нет совершенно одинаковых двух-трех клеток. Такое явление называется полиморфизмом, или возрастной изменчивостью организма. И эта изменчивость не случайна, а биологически закономерна. Причем популяция клеток разнокачественна не только морфологически, но и биохимически. В одних клетках биохимические превращения протекают интенсивно, в других — медленно. Изменения в организме могут быть длительными и кратковременными.

Благодаря разнообразию своих клеток лучистые грибки имеют большую возможность приспособиться к различным условиям среды. Не будь этой разнокачественности клеток, вся культура погибла бы при первом же неблагоприятном воздействии на нее. Малейшие отклонения в составе питательной среды или условий культивирования вызывают изменения организма.

Культуральный полиморфизм у представителей лучистых грибков проявляется разнообразно. У одной и той же культуры может меняться внешний вид колонии, они могут быть гладкими, бугристыми, морщинистыми. В одних случаях колонии обильно покрыты воздушным мицелием, в других — он слабо развит или совсем отсутствует. Пигментированные культуры могут обесцвечиваться.

Отмечаются отклонения и в образовании спороносцев. Одна и та же культура может образовывать то спиральные, то неспиральные спороносцы, то длинные, то короткие нити. Клетки могут различаться между собой быстротой роста, размножения, формирования спор.

Рост и развитие организма протекает в определенных пределах, свойственных каждому организму и обусловленных его наследственными признаками. Когда же изменяется среда, переставая быть привычной для организма, организм либо гибнет, либо приспосабливается к новым условиям, меняя свои свойства. Получается новый вариант организма.

Ученые наблюдали образование таких вариантов под влиянием изменившейся среды или под воздействием внешних факторов: лучистой энергии, рентгеновских и ультрафиолетовых лучей, химических агентов и др. В результате таких воздействий получаются наследственно закрепленные варианты.

Изменения затрагивают как внешние морфологические и культуральные признаки, так и биохимические.

В процессе длительного выращивания лучистых грибков на той или иной питательной среде микроорганизмы постепенно начинают потреблять соединения, которых они до этого не усваивали. Адаптация к питательному субстрату особенно ярко выражена у актиномицетов.

Такую физиологическую перестройку можно вызвать у организмов в отношении многих источников углеродного, азотного питания, а также дополнительных веществ — витаминов, аминокислот и др. Последовательно приучая микроорганизмы к тому или иному субстрату или индивидуальному веществу, можно получить так называемые зависимые мутанты. Эти мутанты уже не растут без веществ, к которым приспособились. Мутационные изменения могут быть морфологического, физиологического и биохимического характера.

Морфологические изменения у актиномицетов хорошо проявляются при образовании мутантов, которые потеряли способность формировать воздушный мицелий. Колонии таких культур голые, на поверхности спороносцы и споры не образуются. Весьма показательны мутации организмов с потерей физиологического признака — способности окрашиваться. Такие мутанты резко отличаются от исходной культуры по цвету. Часто можно встретить культуры, которые утратили способность образовывать такие вещества, как антибиотики, аминокислоты, витамины и др.

Биологически активные вещества, продуцируемые актиномицетами

Лучистые грибки обладают очень ценным свойством — способностью образовывать весьма разнообразные вещества, многие из которых имеют большое практическое значение. В естественных местах обитания между микроорганизмами складываются различные взаимоотношения.

В природе широко распространено явление симбиоза и антибиоза.

Подавление жизнедеятельности одних микроорганизмов другими связано с выделением различных продуктов жизнедеятельности, в том числе специфических химических веществ — антибиотиков, обладающих способностью убивать окружающих микробов или препятствовать их росту.

Подробнее об антибиотиках, в том числе и о продуцируемых актиномицетами, будет рассказано в других главах книги.

Актиномицеты могут продуцировать также вещества, угнетающие рост и развитие растений и полезной микрофлоры. К этим веществам относятся фитотоксины. Некоторые из них резко подавляют рост растений (смоченные ими семена не прорастают). Другие токсины действуют слабее, они только задерживают прорастание семян и рост проростков.

Некоторые токсины вызывают внешне слабо выраженное угнетение роста растений, которое, однако, отражается на биохимических процессах, протекающих в тканях. В таких растениях нарушается химический состав. Актиномицеты-ингибиторы живут в различных почвах, особенно часто их обнаруживают в подзолистых и красноземах. При большом скоплении токсинов происходит отравление почвы (утомление). На таких почвах развитие растений угнетается, урожай снижается.

Но если в такую почву внести препараты, содержащие актиномицеты-антагонисты, специально подобранные к микробам, которые образуют токсические вещества, то под действием таких актиномицетов происходит устранение микробов-токсинообразователей и почва становится менее токсичной для растений. Оздоровляющее действие они оказывают также на организм человека и животных при инфекционных заболеваниях. Между микробами положительного и отрицательного действия возникают сложные взаимоотношения, в результате которых создаются определенные микробные ценозы — сообщества.

Живое население почвы следует рассматривать как важный фактор плодородия почвы, от которого зависит урожайность растений. Представители лучистых грибков играют в этом процессе одну из ведущих ролей.

Лучистые грибки обладают способностью образовывать биологически активные вещества, которые стимулируют рост и развитие высших и низших организмов. Из культур актиномицетов были выделены такие вещества, как биотин, тиамин, рибофлавин, пантотеновая и никотиновая кислоты, каротиноидные пигменты, аминокислоты, ауксины и другие ростовые вещества. Часть образованных актиномицетами веществ утилизируется самими продуцентами, а избыток выделяется в среду обитания. Обогащение субстрата биологически активными веществами происходит и за счет распадающихся микробных клеток. Продуцирование лучистыми грибками тех или иных веществ зависит от возраста культуры, вида микроорганизмов и условий культивирования. В почве происходят непрерывные процессы синтеза и разрушения биологически активных веществ. Их количество в почве определяется интенсивностью деятельности микробов и скоростью разрушения или длительностью сохранения.

Биовещества микробного происхождения положительно влияют на растения, усиливая в них биологические процессы, увеличивая содержание белков, аминокислот, витаминов и ряда других соединений, повышающих качество урожая.

Активные вещества актиномицетного происхождения применяются в животноводстве, а также для защиты растений от вредоносных насекомых.

Для борьбы с непарным шелкопрядом очень эффективным оказался виоларин, выделенный из культур фиолетовых актиномицетов (Act. violaceus). На таблице 41 показано действие антибиотика на гусениц непарного шелкопряда.

Почти все культуры актиномицетов способны продуцировать витамины группы В. Так, Act. olivaceus образует антианемический витамин B_{12}. Витамин B_{12} практически не встречается в растениях. Его получают из печени крупного рогатого скота и из микробов — пропионовокислых бактерий и актиномицетов. Актиномицеты хорошо растут, развиваются и образуют витамин B_{12} на питательной среде, в состав которой входит молочная сыворотка, янтарнокислый аммоний и мочевина.

Бродильной, текстильной, кожевенной и другим отраслям промышленности требуются химически чистые препараты ферментов.

Для удовлетворения потребности народного хозяйства в ферментах весьма перспективно использование актиномицетов. Так, кератиназу, применяемую в кожевенной промышленности для удаления шерсти со шкур, получают из культур Act. fradiae. На рисунке 95 показано действие кератиназы на коровий волос.

При помощи некоторых культур актиномицетов были получены стероидные гормоны. В медицине гормоны широко применяются для лечения различных заболеваний. Стероидные гормоны до недавнего времени получали из желез внутренней секреции животных. Но для выработки, например, 1 *кг* кортизона нужно забить несколько тысяч голов крупного рогатого скота.





Рис. 95. Действие фермента кератиназы, полученной из актиномицета, на волос:

1 — волос, не обработанный ферментом; 2 — волос, обработанный ферментом кератиназой.

Некоторые растения, например паслен птичий, содержат химические вещества, из которых можно получить кортизон. Но выделить эти вещества из растений очень трудно, выход гормона низок.

В связи с этим большое значение имеет получение стероидных гормонов путем трансформации стероидов с помощью микроорганизмов. Например, микробиологический метод получения кортизона состоит в том, что к углероду, находящемуся в 12-м положении, присоединяется атом кислорода. Ученые показали, что эту реакцию могут легко и быстро осуществлять актиномицеты.

Впервые превращение стероидов микроорганизмами наблюдал Т. А. Таусон в 1932 г. При помощи микроорганизмов были получены кортикостероиды: кортизон и гидрокортизон, а из них — преднизон и преднизолон.

Приведенным перечнем веществ, продуцируемых лучистыми грибками, не исчерпываются их возможности как продуцентов биологически активных веществ. Так, актиномицеты способны образовывать из простых углеводородов сложные органические вещества: белки, жиры, углеводы и другие соединения.

Нет сомнений, что среди лучистых грибков есть и такие, которые могут продуцировать и более важные вещества, чем упомянутые выше. Выявить такие микроорганизмы и заставить их работать на пользу человека — задача микробиологов.

ПОРЯДОК МИКОБАКТЕРИИ (MYCOBACTERIALES)

В этот порядок входят организмы с палочковидными грамположительными клетками. Для типичных форм свойственно хорошо выраженное ветвление. Ветвящиеся клетки на поздних стадиях развития культур превращаются в кокковидные формы. В семейство Mycobacteriaceae входят следующие роды: микококки (Mycococcus), пропионово-кислые бактерии (Propionibacterium), микобактерии (Mycobacterium), лактобактерии (Lactobacterium), псевдобактерии (Pseudobacterium) и близкие к ним артробактерии (Arthrobacter), целлюломонас (Cellulomonas), коринебактерии (Corynebacterium), бревибактерии (Brevibacterium) и другие микоформы.

Свойства микобактерий далее будут подробно рассмотрены на примере двух родов: Mycobacterium и Mycococcus.

РОД МИКОБАКТЕРИИ (MICOBACTERIUM)

Микобактерии давно служат объектом разносторонних исследований. После того как Р. Кох в 1882 г. открыл возбудителя туберкулезного заболевания, начались многочисленные поиски этих организмов в природе. Кох предполагал, что, кроме туберкулезной палочки, в природе существуют другие близкие к ней бактерии. Это предположение вскоре подтвердили многочисленные авторы, которые находили организмы, внешне похожие на туберкулезные, на разных субстратах: сливочном масле, молоке, траве, в почве, воде и т. д.

Морфология и физиологические свойства

Если нитчатое строение и ветвление клеток актиномицетов имеет у проактиномицетов нестойкий и непостоянный характер, то у микобактерий мы находим только некоторые элементы такого строения. У микобактерий мицелий вообще не образуется. На ранней стадии развития (в первые сутки) микобактерии имеют палочковидное строение клеток, и в этот момент они морфологически похожи на проактиномицетов, находящихся во второй стадии развития. Палочковидные клетки микобактерий, в отличие от бактериальных, имеют неправильные очертания: контуры их искривлены, в разных местах они неодинаковой толщины, часто колбовидно раздутые, клетки более или менее изогнуты, одиночные или соединены в пары или

короткие цепочки (рис. 96). Цепочки никогда не бывают правильно очерченными и прямыми, строго расположенными в одну линию, как это наблюдается в культурах бактерий; обычно они угловато искривленные. На рисунке 97 показан общий вид односуточных культур разных видов микобактерий, наиболее типичных по своему строению и расположению клеток.

Величина клеток микобактерий меняется в зависимости от вида культуры и состава среды. В молодом возрасте чаще всего клетки имеют длину 2,5—7,0 *мкм*. Нередко встречаются организмы, величина которых не превышает 2—3 и даже 1—2 *мкм*; немало форм и с более длинными клетками, 10—15 *мкм*. Поперечник клеток у разных видов микобактерий также различен; чаще всего он равен 0,6—0,7 *мкм*. Однако нередко встречаются культуры с толщиной клеток 0,2—0,3 и 0,8—1,0 *мкм*. Толщина клеток микобактерий — величина более постоянная, чем длина.

В культурах микобактерий более старого возраста (2—3-суточных) клетки укорачиваются (рис. 98) и принимают кокковидную форму. Кокковидные клетки имеют такой же диаметр, как и палочки, или несколько больший; одиночные, или соединены в пары, или короткие кривые цепочки, или механически сцеплены в кучи. На этой стадии развития микобактерии легко можно принять за микрококки. Кокковидные клетки некоторое время продолжают размножаться, а затем переходят в состояние покоя. Таким образом, микобактерии в своем развитии проходят цикл превращений из палочковидных форм в кокковидные. Поэтому, чтобы с достоверностью установить принадлежность организма к микобактериям, надо вести последовательное наблюдение за его развитием.

Другим характерным морфологическим признаком микобактерий является ветвление. Ветки образуются на боковой поверхности палочковидных клеток так же, как у проактиномицетов и актиномицетов. Степень ветвления у разных микобактерий неодинакова: у одних клетки при благоприятных условиях образуют многочисленные ветки, по 2—5 на каждой клетке, у других обычно по 1—2 ветки (рис. 97). У многих видов ветвящиеся клетки встречаются вообще редко, а на некоторых средах вообще не обнаруживаются. Наконец, имеется много культур, у которых ветвление обнаруживается только при особых условиях культивирования. Например, у синих (Mycobacterium cyaneum) и черных (Mycobact. nigrum) микобактерий ветвления на обычных средах (МПА, сусло-агар) не наблюдается, клетки имеют бактериальное строение; при посеве их на ломтики картофеля или в жидкие среды

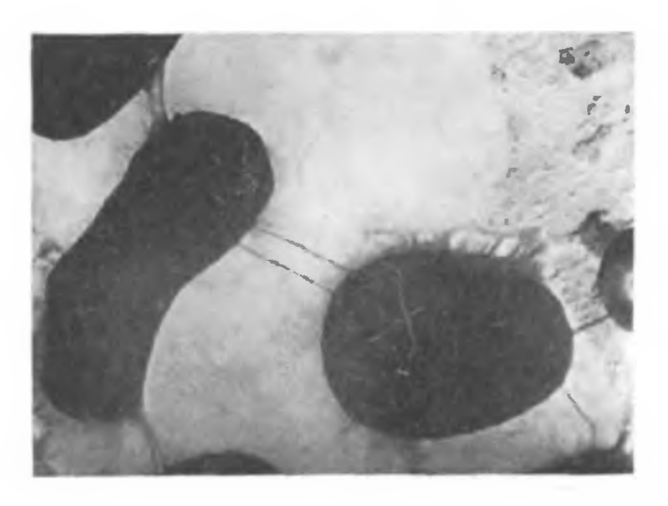


Рис. 96. Клетки Mycobacterium lacticolum. var. aliphaticum. Увел. × 40 000.

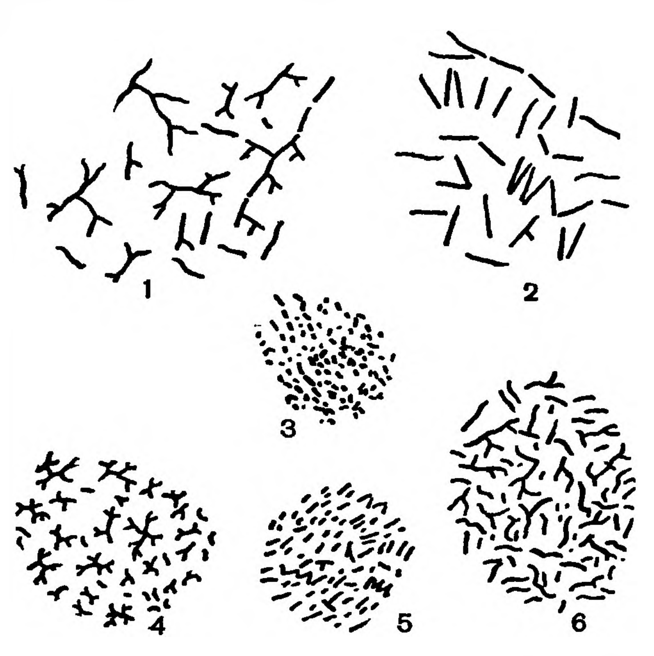


Рис. 97. Общая картина микроскопических препаратов микобактерий. Односуточные культуры на синтетической агаризованной среде. Увел. × 600. (По Н. А. Красильникову.)

1 — Mycobact. hyalinum: *2* — Mycobact. rubrum; *3* — Mycobact. cyaneum; *4* — Mycobact. bifidum; *5* — Mycobact. citreum; *6* — Mycobact. filiforme.

обнаруживается большое количество типичных ветвящихся клеток. Следовательно, ветвление у микобактерий зависит в значительной степени от питательной среды.

В тех случаях, когда культура вызывает сомнение в принадлежности к микобактериям, приходится проверять ее на различных средах, чтобы обнаружить ветвление. Ветвление у микобактерий, как правило, наблюдается только в ранней стадии развития, в период наиболее

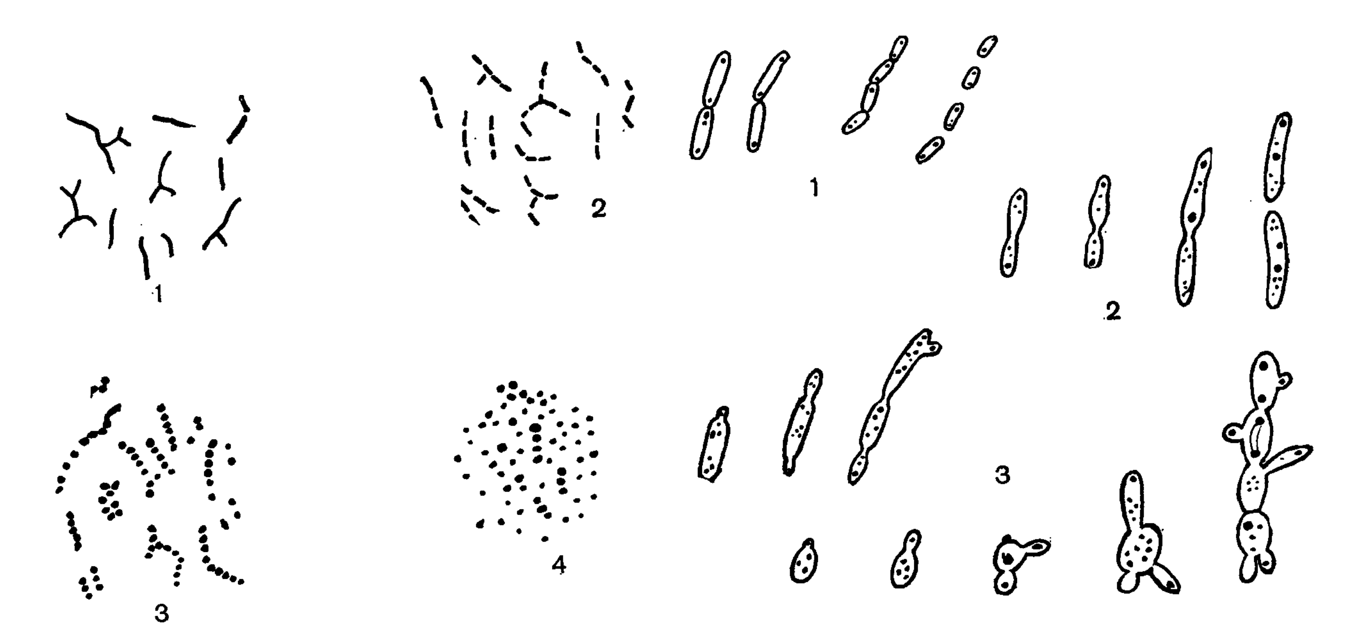


Рис. 98. Последовательное развитие клеток Mycobact. hyalinum на сусло-агаре. Увел. × 600. (По Н. А. Красильникову.)

1 — 1-суточная культура; *2* — 2-суточная культура; *3* — 3-суточная культура; *4* — 10-суточная культура.

Рис. 99. Размножение микобактерий. (По Н. А. Красильникову.) Увел. × 3000.

1 — деление клеток; *2* — перешнуровывание клеток; *3* — почкование.

бурного роста и размножения клеток. В старых культурах ветвящиеся формы не встречаются.

Все микобактерии неподвижны, окрашиваются по Граму положительно, кислотоупорны. При развитии в жидких средах эти микроорганизмы вызывают равномерное помутнение сред. Колонии микобактерий всегда тестообразной консистенции; поверхность их гладкая, реже бугристая или складчатая; у некоторых видов микобактерий колонии слизистые, растекаются по поверхности агара. Культуры микобактерий пигментированы — синие, красные, оранжевые, желтые, зеленые, черные; встречаются и бесцветные.

Развиваются микобактерии на различных субстратах. Они хорошо усваивают белки, углеводы, жиры, воск, парафин. Ферментативная деятельность у разных видов различна: как правило, красные микобактерии обладают слабой ферментативной активностью, лимонно-желтые или белые образуют очень активные ферменты. Среди микобактерий есть формы, хорошо развивающиеся на безазотистой среде, способные усваивать азот атмосферы. Микобактерии не обладают антагонистическими свойствами и не образуют антибиотиков.

Размножение. Микобактерии размножаются делением, перешнуровыванием и почкованием. Наиболее часто встречается деление (рис. 99). В клетках, достигших определенной величины, образуются поперечные перегородки, и клетки распадаются пополам, разламываясь как бы от сильного толчка. Перелом клеток происходит настолько быстро, что уловить этот момент бывает очень трудно, наблюдая за делением клеток в микроскоп. После перелома дочерние клетки располагаются под углом друг к другу или параллельно (рис. 99,*1*).

При размножении клетки перешнуровыванием (рис. 99,*2*) сначала появляется едва заметная перетяжка, которая постепенно углубляется, становится все более заметной, и клетка перетягивается пополам. Иногда клетка перешнуровывается одновременно в нескольких местах.

Почкование у микобактерий встречается довольно часто. Почки образуются чаще на конце клетки или на боковой поверхности (рис. 99,*3*). Сначала появляется маленький бугорок, который увеличивается, округляется, затем отваливается или, оставаясь соединенным с материнской клеткой, развивается дальше. Почки, часто вытягиваясь в длину, превращаются в палочковидные ветки. Трудно в таких случаях установить, что считать почкой, а что — веткой, так как и почкование, и ветвление представляют, в сущности, один и тот же процесс. Различие заключается лишь в том, что при настоящем ветвлении ветки не отделяются и не могут существовать самостоятельно. Почкование у микобактерий чаще наблюдается при росте на сусло-агаре и ломтиках картофеля.

Микобактерии могут образовывать споры. При этом плазма внутри клетки распадается на отдельные участки — фрагменты, которые слегка сжимаются и уплотняются (рис. 100). Эти фрагменты представляют собой самостоятельные зародышевые тельца — споры. На образование спор затрачивается все содержимое клеток. По мере формирования спор оболочка клетки постепенно ослизняется, становится менее заметной, наконец, исчезает, и споры освобождаются. По способу образования и биологическому значению споры микобактерий резко отличаются от эндогенных спор бактерий. Эндогенные споры хорошо переносят неблагоприятные условия, способствуя сохранению вида. Как правило, в клетке формируется одна спора, редко две, причем по внешним признакам такие клетки резко отличаются от вегетативных. В клетке микобактерий всегда образуется несколько спор, которые неустойчивы к внешним воздействиям; по внешним признакам они мало отличаются от вегетативных форм; спорообразование является одним из способов размножения.

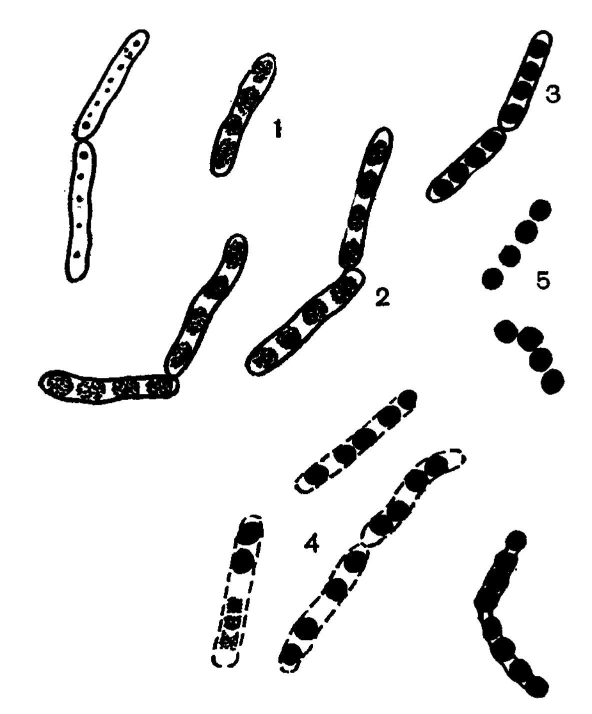


Рис. 100. Спорообразование у Mycobact. hyalinum. (По Н. А. Красильникову.) Увел. × 3000:

1 — концентрация плазмы на отдельные участки-фрагменты; 2, 3 — уплотнение фрагментов и превращение их в споры; 4 — растворение оболочки клеток; 5 — зрелые споры.

Парафинокисляющие микобактерии

Одной из наиболее интересных особенностей микобактерий является их способность разлагать такие химически инертные соединения, как углеводороды, содержащиеся в нефти.

Предельные углеводороды вследствие строения молекул не вступают в реакции присоединения, а в реакции замещения вступают лишь при высоких температурах и давлении. Такие углеводороды и названы парафинами, что означает «обладающий малым сродством».

В последнее время ученые многих стран мира занимаются изучением углеводородокисляющих микроорганизмов. Такой повышенный интерес к ним связан с тем, что с помощью подобных микроорганизмов открываются возможности получения технического белка и других ценных продуктов из непищевого сырья, а также борьбы с нефтяными загрязнениями биосферы.

Лучистые грибки составляют основную массу микроорганизмов, способных усваивать углеводороды. Впервые углеводородокисляющие лучистые грибки были описаны голландским микробиологом Зенгеном, который обнаружил их в садовой почве, воде каналов и навозе. Для выделения этих микроорганизмов в чистую культуру Зенген применил простой, но эффективный метод. Он приготовил в колбах раствор минеральных солей, необходимых для развития микробных клеток. К этому раствору Зенген добавил парафин. В колбы со средой ученый внес комочки почвы. Поскольку парафин являлся единственным органическим веществом в среде, то в колбах развивались только те микроорганизмы, которые могли его усваивать. Таким методом Зенген в 1913 г. выделил 6 видов микобактерий, которые хорошо развивались на нефти или ее очищенных фракциях — бензине, парафиновом масле, твердом парафине.

Исследования Зенгена помогли понять, каким образом из каналов и рек постепенно исчезает нефть, оставленная судами. Ее разлагают микроорганизмы. Позднее парафинокисляющие лучистые грибки были найдены и другими исследователями в различных почвах, воде и иле водохранилищ; при этом чаще всего встречались микобактерии. Особенно богаты парафинокисляющими микобактериями почвы и пластовые воды нефтеносных районов, а также почвы на территории гаражей, нефтеперерабатывающих заводов, стоянок сельскохозяйственных машин и т. д.

Парафинокисляющие микобактерии характеризуются способностью легко разлагать углеводороды. Это свойство, как оказалось, присуще обширной группе микобактерий. Поэтому большая часть парафинокисляющих микобактерий была отнесена выделившими их исследователями к известным видам. Если суммировать эти данные, то мы увидим, что видовой состав парафинокисляющих микобактерий не

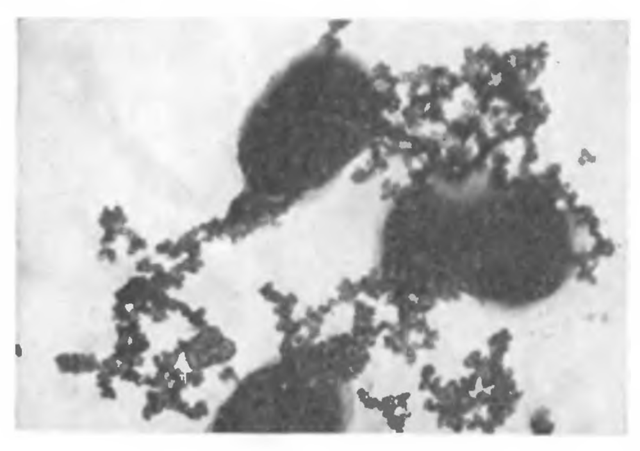


Рис. 101. Культура Mycobact. ceroformans на среде с гексадеканом. Увел. × 20 000.

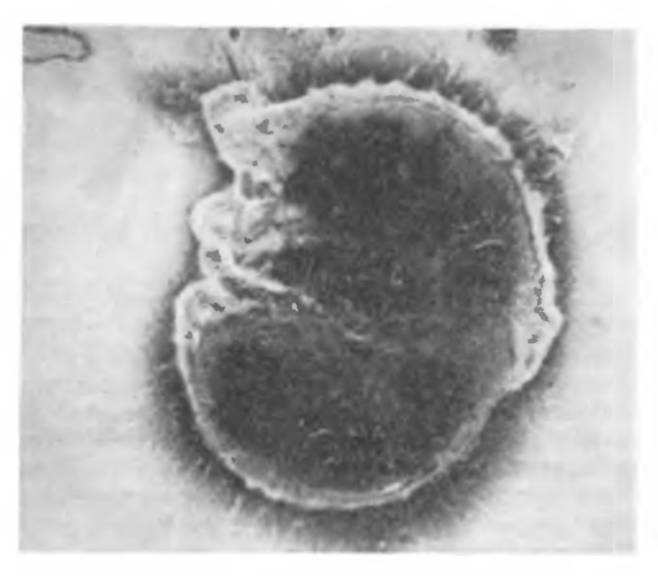


Рис. 102. Клетка Mycobact. ceroformans на среде с гексадеканом. Увел. × 30 000.

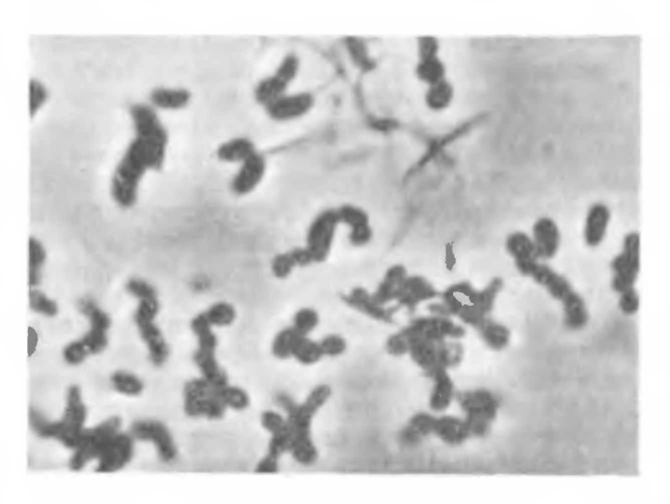


Рис. 103. Культура Mycobact. paraffinicum. Соединение клеток при помощи выростов. Увел. × 2400.

слишком разнообразен и составляет примерно 20 видов. Наиболее часто встречаются Mycobact. lacticolum, Mycobact. flavum, Mycobact. rubrum, Mycobact. luteum, Mycobact. mucosum.

Поскольку бо́льшая часть парафинокисляющих микобактерий принадлежит к известным видам, то строение их клеток типично для этих видов. Отличием является несколько меньший размер клеток культур, растущих на среде с парафином. Например, клетки Mycobact. lacticolum var. aliphaticum при росте на мясопептонном агаре имеют длину 3—4 *мкм* и толщину 0,8—1 *мкм*; на среде с парафином клетки этой же культуры мельче (длина 2—3 *мкм* и ширина 0,4—0,6 *мкм*).

Кроме известных видов, ученые обнаружили и такие культуры, которые по своим свойствам не совпадали ни с одним из описанных. Например, был выделен новый вид — Mycobact. viridae. Эти микроорганизмы отличались от остальных тем, что росли только на среде с парафином и не развивались на обычно употребляемых питательных средах; кроме того, они образовывали ярко-зеленый пигмент. Описано два новых вида парафинокисляющих микобактерий — Mycobact. ceroformans и Mycobact. paraffinicum. Исследование клеток этих организмов с помощью электронного микроскопа показало, что они обладают интересными морфологическими особенностями, не найденными до сих пор у микобактерий других видов. Оказалось, что клетки Mycobact. ceroformans окружены гроздевидными образованиями, которые прикреплены к оболочке клетки и состоят из отдельных округлых гранул (рис. 101). Сама оболочка имеет неровную, бугристую поверхность, усеянную тонкими нитями. Из крупных бугров на поверхности клетки, очевидно, и происходит выделение гранулярного вещества (рис. 102). Причем подобные гроздевидные структуры отсутствуют, если клетки Mycobact. ceroformans выращены на среде без углеводородов.

Клетки Mycobact. paraffinicum обладают длинными нитевидными выростами, при помощи которых они соединяются между собой и образуют гроздевидные или розетковидные скопления (рис. 103). Эти выросты отходят, как правило, от боковых сторон палочковидных клеток. В обычном микроскопе они видны уже в молодой (8-часовой) культуре, в суточной культуре выростов становится больше. При помощи этих выростов клетки соединяются друг с другом, образуя крупные скопления, состоящие из многих десятков, а иногда и сотен клеток (рис. 104). В электронном микроскопе видно, что выросты от разных клеток, встречаясь, спирально закручиваются один вокруг другого, образуя узловатые стволы — утолщения

(рис. 105). К этим утолщениям присоединяются все новые выросты от других клеток. В конце концов, образуются очень крупные корневидные структуры, толщина которых может превышать диаметр вегетативных клеток (рис. 106). Подобные структуры клетки Mycobact. paraffinicum образуют не только на среде с парафином, но и на других средах. Однако меньше всего их наблюдается при выращивании культуры на самой богатой питательными веществами среде — мясо-пептонном агаре.

Роль этих структур в жизни клеток еще не выяснена. Возможно, при их помощи происходит обмен продуктами метаболизма отдельных клеток или осуществляется максимальный контакт с субстратом. Последнее обстоятельство для парафинокисляющей культуры чрезвычайно важно. Действительно, ведь углеводороды нерастворимы в воде. Несмотря на это, углеводородокисляющие микобактерии прекрасно развиваются в водной среде с парафином.

Как же осуществляется контакт между ними и субстратом? Оказалось, что клетки микобактерий прочно прикрепляются к каплям парафина, окружая их плотным слоем (рис. 107), и в этом процессе, по-видимому, определенную роль играют поверхностные клеточные структуры.

Постепенно парафин из капли «выедается», а слой клеток нарастает.

Большинство парафинокисляющих микобактерий, кроме углеводородов, может использовать и другие субстраты — сахара, органические кислоты, высшие спирты, жиры и пр. Но среда с углеводородом является для микобактерий оптимальной. Очень немного таких культур, которые нормально растут и развиваются только на среде с углеводородом (или продуктами его окисления), а при переносе на среды с другими субстратами погибают. Такова, например, Mycobact. ceroformans. Химическое строение углеводородов очень разнообразно. Различают ациклические, алициклические и ароматические углеводороды. Ациклические углеводороды представляют собой соединения с открытой цепью углеродных атомов, не содержащие в молекулах колец, или циклов. Они могут быть предельными, или насыщенными (парафины), и непредельными (ненасыщенными), с двойными или тройными связями между атомами углерода. К алициклическим соединениям относят все вещества, содержащие кольца из углеродных атомов, кроме бензола и его производных. Наконец, к ароматическим углеводородам относятся вещества, имеющие в молекуле особую кольцевую группировку — бензольное ядро. И отношение углеводородокисляющих микобактерий к этим соединениям неодинаково.

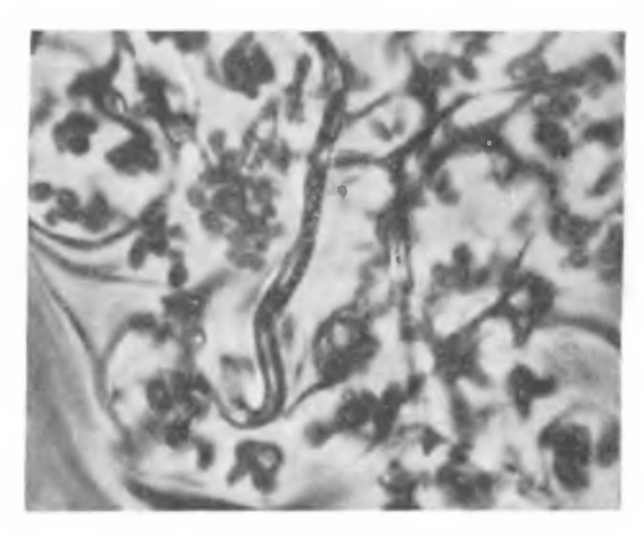


Рис. 104. Скопление клеток Mycobact. paraffinicum, соединенных выростами. Увел. × 2400.

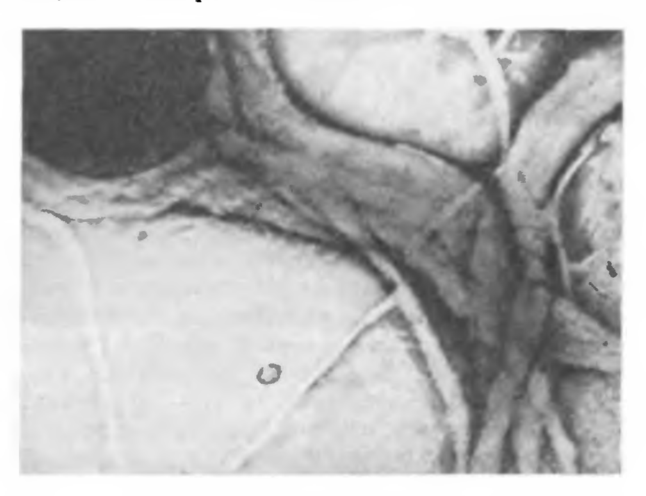


Рис. 105. Отростки от разных клеток Mycobact. paraffinicum при встрече закручиваются вокруг друг друга. Увел. × 42 000.



Рис. 106. Культура Mycobact. paraffinicum. Образование крупных корневидных структур. Увел. × 20 000.

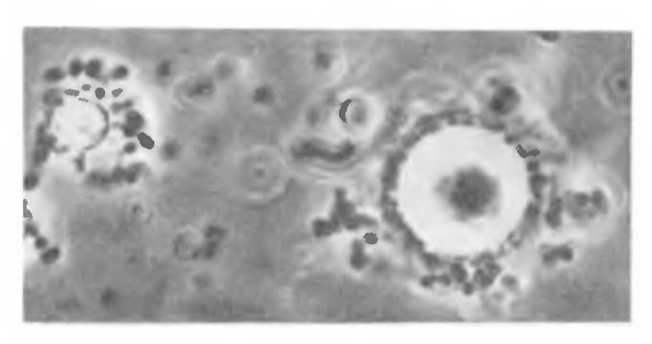


Рис. 107. Клетки Mycobact. ceroformans на каплях парафина. Увел. ×2300.

Ациклические углеводороды окисляются микобактериями гораздо легче ароматических. Однако разные группы ациклических углеводородов окисляются лучистыми грибками также с разной интенсивностью. Газообразные углеводороды — метан, этан, пропан и бутан — используются многими микобактериями, но с отчетливо выраженной приспособленностью микроорганизма к одному определенному соединению. Так, известно несколько видов микобактерий, окисляющих только метан. Очень немногие лучистые грибки могут усваивать жидкие летучие углеводороды (от пентана до октана). Углеводороды с числом углеродных атомов от 12 до 18 наиболее доступны. Однако и к ним разные штаммы относятся неодинаково. Например, Mycobact. paraffinicum предпочитает углеводороды с цепочкой из 16—18 атомов углерода, а Mycobact. lacticolum var. aliphaticum — с цепочкой из 13—18 атомов. Все углеводороды с прямой цепью усваиваются микобактериями легче, чем с разветвленной; ненасыщенные легче насыщенных. Даже такие вещества, как асфальт, битумы, резина, каучук, разрушаются лучистыми грибками.

Mycobact. citreochromogenum, найденная в образцах подземных вод нефтеносных районов, окисляет различные ароматические углеводороды, но особенно хорошо нафталин. Этот микроорганизм разлагает также и парафины.

Механизм разложения углеводородов. Окисление углеводородов микобактериями представляет собой ряд ферментативных реакций, следующих одна за другой, конечным продуктом которых является жирная кислота — наиболее окисленное соединение:

$$\underset{\text{углеводород}}{CH_3-(CH_2)_n-CH_2-CH_3} \rightarrow$$

$$\rightarrow \underset{\text{спирт}}{CH_3-(CH_2)_n-CH_2-CH_2OH} \rightarrow$$

$$\rightarrow \underset{\text{альдегид}}{CH_3-(CH_2)_n-CH_2-CHO} \rightarrow$$

$$\rightarrow \underset{\text{кислота}}{CH_3-(CH_2)_n-CH_2-COOH}.$$

Самым важным в этой цепи является первый этап — введение кислорода в молекулу углеводорода.

Первичное окисление парафинов микобактериями может идти двумя путями:

1) в окисляемую молекулу вводятся два атома кислорода, образуется гидроперекись, которая затем превращается в спирт:

$$CH_3-(CH_2)_n-CH_3 \xrightarrow{O_2}$$

$$\rightarrow CH_3-(CH_2)_n-CH_2-O-OH \xrightarrow{H_2}$$

$$\rightarrow CH_3-(CH_2)_n-CH_2OH+H_2O;$$

2) в окисляемую молекулу вводится один атом кислорода, спирт образуется сразу:

$$CH_3-(CH_2)_n-CH_3 \xrightarrow{O_2,\ H_2} CH_3-(CH_2)_n-$$
$$-CH_2OH+H_2O.$$

Интенсивность окисления углеводорода зависит от того, насколько насыщена среда кислородом, т. е. от аэрации. Спирты и альдегиды являются промежуточными продуктами окисления углеводородов, в клетках они не накапливаются.

Конечный продукт окисления — кислоты. С помощью метода газожидкостной хроматографии было выявлено, что при окислении высокомолекулярных парафинов в клетках микобактерий обычно накапливаются жирные кислоты с таким же числом углеродных атомов, какое имел исходный углеводород. В меньшем количестве присутствуют кислоты, углеродные цепи которых укорочены на два углеродных фрагмента. Так, в клетках Mycobact. paraffinicum, окисляющей углеводород гексадекан $C_{16}H_{34}$, содержатся следующие жирные кислоты: пальмитиновая $C_{16}H_{32}O_2$ (74%), маргариновая $C_{14}H_{28}O_2$ (18%), лауриновая $C_{12}H_{24}O_2$ (6%) и каприновая $C_{10}H_{20}O_2$ (2%).

Жирные кислоты в свободном состоянии содержатся в клетках в небольшом количестве. Часть их используется микобактериями на синтез клеточных жиров и жироподобных веществ — липидов. Другая часть жирных кислот расщепляется на низкомолекулярные вещества, использующиеся клеткой для построения белков, углеводов и других необходимых соединений.

Липиды парафинокисляющих микобактерий, как, впрочем, и других микроорганизмов, представляют собой производные жирных кислот — триглицериды, воск и ряд специфических соединений. Все это — вещества сложно-эфирной природы. Так, триглицериды, выделенные из клеток Mycobact. paraffinicum, окисляющей гексадекан, представляют собой эфиры глицерина и трех жирных кислот — пальмитиновой, мар-

гариновой и лауриновой. Причем преобладает в этой смеси соединение, называемое трипальмитином.

Трипальмитин входит в состав многих природных жиров, в частности сливочного масла.

Воска — это тоже сложные эфиры, образованные высшими жирными кислотами и высшими спиртами. Некоторые виды парафинокисляющих микобактерий накапливают в клетках большое количество воска. Например, в культуре Mycobact. ceroformans при выращивании на среде с гексадеканом накапливается в больших количествах воск цетилпальмитат, который образуется из цетилового спирта и пальмитиновой кислоты.

Исследование липидов парафинокисляющих микобактерий помогает раскрыть механизм окисления углеводородов разными штаммами микобактерий.

Распространение в природе

Микобактерии широко распространены в природе. Среди них есть как патогенные виды, вызывающие тяжелые заболевания у человека и животных, так и безвредные организмы, часто встречающиеся в почве, воде, пищевых продуктах.

Толчком к изучению микобактерий послужила их патогенность. Первым был открыт возбудитель туберкулеза — Mycobact. tuberculosis, о котором упоминалось в начале главы. Попадая в организм животного или человека, туберкулезная микобактерия поселяется на ткани и начинает размножаться. Образуется небольшой бугорок сероватого цвета, в центре которого находится скопление клеток микобактерий. Постепенно отдельные бугорки сливаются, омертвевшая ткань превращается в крошковатую желтую массу, образуется так называемый творожистый некроз. В случае поражения легких эта творожистая масса выделяется при кашле, а на месте некроза остается большая полость (каверна).

С глубокой древности известна людям болезнь проказа. В 1874 г. норвежским врачом Гансеном был открыт возбудитель проказы — Mycobact. leprae.

К микобактериям относится и возбудитель дифтерии — Mycobact. diphtheriae (синоним — Corynebacterium diphtheriae). Поселяясь на слизистой зева или носа, эти организмы начинают выделять токсическое вещество. Дифтерийный токсин — один из самых сильных биологических ядов. Проникая в кровь, он поражает сердце, почки, надпочечники и нервы; иногда возможен летальный исход. Токсин нейтрализуется антитоксином, который есть в организме больного (естественный иммунитет) либо вводится в виде сыворотки. Недавно установлено химическое строение дифтерийного токсина. Он представляет собой сложный эфир миколовой кислоты и дисахарида трегалозы. Помимо описанных возбудителей туберкулеза, проказы, дифтерии, есть и другие виды микобактерий, патогенные для человека и животных. Фитопатогенные формы встречаются редко.

Наряду с описанными существует очень много микобактерий совершенно безвредных. Это — сапрофитные формы. Бóльшая часть их обитает в почве, где принимает активное участие в минерализации органических остатков. Они могут разлагать такие вещества, которые недоступны другим микроорганизмам или плохо усваиваются, например нефтяные остатки, воск, гуминовые соединения и др. Микобактерии прекрасно развиваются в почве с минимальной влажностью, при температуре, которая задерживает рост других организмов, а также в почвах с большим содержанием солей. Благодаря этим особенностям микобактерии играют особенно важную роль в превращении органических веществ в засушливых жарких районах, а также засоленных почвах.

Микобактерии принимают участие в процессах силосования, квашения, в приготовлении некоторых молочнокислых продуктов и сыров.

Применение

Микроорганизмы, «поедая» углеводороды, содержащиеся в нефти, накапливают значительное количество клеточной массы. Более половины этой массы составляет белок. Таким образом, выращивая парафинокисляющие микроорганизмы на нефтяных фракциях, можно получать белок из непищевого сырья. Для получения белка из углеводородов используют дрожжевые организмы, так как белок парафинокисляющих лучистых грибков, в частности микобактерий, менее ценный. Однако лучистые грибки, окисляющие углеводороды, способны синтезировать ряд ценных соединений. Это их свойство может быть использовано в народном хозяйстве. Например, как уже упоминалось, Mycobact. ceroformans превращает гексадекан в цетилпальмитат, который широко применяется в парфюмерной промышленности. Добывают это вещество из головного мозга кашалотов. Парафинокисляющие микобактерии синтезируют разнообразные витамины. Одни штаммы образуют витамины группы B, в частности рибофлавин. Другие накапливают каротиноиды — вещества, близкие к витамину А. Найдены и такие микобактерии, которые, окисляя углеводороды, выделяют в среду значительные количества аминокислот.

Известно несколько штаммов микобактерий, превращающих нафталин в салициловую кислоту, из которой приготовляют аспирин. В настоящее время при получении витаминов и аминокислот используется дорогое пищевое сырье, например сахара. Из приведенных примеров видно, что его можно заменить нефтяными углеводородами. Работа в этом направлении очень перспективна.

Есть еще одна область, в которой парафинокисляющие микобактерии могут сыграть существенную роль. За прошедшие 40 лет загрязнение нефтепродуктами рек, морей, океанов, почвы и атмосферы возросло во много раз. По данным американского журнала «National geografic magazin», каждый год выбрасывается в океаны от 3 до 10 млн. *т* нефти. Так, Тур Хейердал находил нефтяные шарики и пленку далеко в океане на протяжении всего плавания на «Ра-2».

К каким губительным последствиям для всего живого приводит загрязнение морей нефтью, показала гибель танкера «Торри Каньон», когда у берегов Корнуэлла погибло более 40 тыс. птиц, на многие километры были испорчены устричные поля и пляжи.

Эти примеры показывают, насколько острой стала проблема уничтожения нефтяных отходов. Химическая очистка нецелесообразна, так как приводит к накоплению еще более ядовитых соединений. Адсорбционные методы очистки также неэффективны из-за недостаточно глубокой очистки и трудности регенерации ионитов.

Наиболее перспективным является микробиологическое разрушение углеводородов нефти, приводящее к превращению их в нетоксичные кислородсодержащие вещества. Так, например, используя культуры активных парафинокисляющих микобактерий, можно во многих случаях предотвратить загрязнение биосферы нефтепродуктами. Такие культуры, как Mycobact. paraffinicum и Mycobact. lacticolum var. aliphaticum, прекрасно разлагают многие образцы нефти.

Учитывая имеющиеся данные о биосинтезе парафинокисляющими микроорганизмами витаминов, аминокислот, каротиноидов и других полезных метаболитов, можно предположить, что клеточная масса культур, разлагающих нефтяные отходы, может быть использована и в качестве удобрения.

Микобактерии нашли применение также как активные продуценты аминокислот (см. также стр. 443). Наиболее широкое использование с целью получения глютаминовой кислоты получил вид Mycobact. glutamicum. Выделены также микобактерии, продуцирующие l-валин.

РОД МИКОКОККИ (MYCOCOCCUS)

Микококки — кокковые формы микроорганизмов, родственные актиномицетам; занимают промежуточное положение между микобактериями и микрококками, отличаются от микобактерий отсутствием палочковидной стадии развития, а от микрококков — неравномерным характером роста и деления клеток.

В микробиологии существуют некоторые роды микроорганизмов, окруженные таинственным ореолом: со времени их первого описания не появлялось больше сведений о культурах этого рода, их не выделяли и не описывали заново, и многие микробиологи начинали даже сомневаться в существовании этих микроорганизмов в природе. К таким «таинственным» организмам относятся представители рода Mycococcus.

Впервые микококки были описаны Н. А. Красильниковым в 1938 г. По внешнему виду колоний и общей микроскопической картине микококки не отличались от микрококков, и только при более детальном изучении морфологии и цикла развития выяснилось, что микококки имеют специфические особенности, не свойственные микрококкам и сближающие их с представителями лучистых грибков.

Согласно описанию рода Mycococcus особенности эти состоят в следующем:

1. Клетки, как правило, в молодых культурах имеют неправильные очертания, они могут быть угловатыми, неправильно шаровидными, овальными, картофелевидными, сдавленными с одной или нескольких сторон; палочковидные клетки обнаруживаются очень редко, и их длина не превышает двойной поперечник клетки.

2. В одной и той же культуре клетки резко отличаются друг от друга по величине.

3. Размножаются клетки не только делением, но и почкованием.

4. В старых культурах обнаруживаются покоящиеся формы — крупные клетки, резко преломляющие свет; такие клетки прорастают подобно спорам актиномицетов с образованием 1—3 ростовых трубок.

Процессы почкования и прорастания покоящихся форм свидетельствуют, по мнению Н. А. Красильникова, о родстве микококков с лучистыми грибками. О близости микококков к ветвящимся бактериям (коринеформам) впоследствии писали и другие авторы. Предположение о генетическом родстве микококков с лучистыми грибками, сделанное Красильниковым на основании сравнения циклов развития, было окончательно доказано им в процессе наблюдения за расщеплением культур мико-

кокков с образованием микобактериальных форм.

Многие культуры микококков в эволюционном развитии потеряли признаки, сближающие их с лучистыми грибками, поэтому только в процессе расщепления можно было опознать действительную природу организмов (Красильников, 1938). Микобактериальные (палочковидные) формы появлялись чаще в старых культурах на очень богатых или очень бедных средах, предпочтительно жидких. Повышенная концентрация NaCl в среде также стимулировала процесс расщепления. Факт образования микобактериальных рас у микококков свидетельствовал, по мнению Красильникова, о том, что микококки произошли когда-то от микобактерий и в ходе исторического развития деградировали и приняли наиболее упрощенную форму, напоминающую микрококки.

Таким образом, микококки являются как бы связующим звеном между микобактериями и микрококками.

Микрококки рассматриваются Красильниковым как организмы, филогенетически связанные с лучистыми грибками, и включены им, как и микококки, в класс Actinomycetes (Красильников, 1949).

В отношении физиолого-биохимических свойств культуры микококков не обнаружили каких-либо особых свойств. Они хорошо росли как на синтетических средах с минеральным азотом, так и на белковых средах при pH 5—9; их ферментативная активность была выражена слабее, чем у микобактерий и проактиномицетов; многие виды микококков могли расти при 7—12% NaCl в среде и были устойчивы к высушиванию. Было описано 10 видов рода Mycococcus, выделенных из почв и различающихся по пигментации и культурально-физиологическим признакам. При описании рода отмечалось, что микококки реже встречаются в почве, чем микобактерии или микрококки (Красильников, 1938).

Со времени первого описания рода в течение 30 лет в печати, как в советской, так и в зарубежной, не появлялось больше сообщений о микококках. В каждое новое издание определителя Берги переписывалось без всяких изменений описание рода Mycococcus, данное Н. А. Красильниковым в 1938 г. Типовые культуры микококков не сохранились, неотиповые культуры не были предложены. Поскольку описание рода Arthrobacter (Bergey, 1957) близко к описанию рода Mycococcus (Красильников, 1949), а новых работ, характеризующих микококки, нет, то высказывалась мысль о пересмотре законности существования этого рода. Ваксман предположил, что микококки представляют собой скорее мутанты или штаммовые варианты Actinomycetales, чем истинный вид или род.

Лишь в самые последние годы появилось несколько работ, в которых сообщается о новом выделении культур, близких описанию рода Mycococcus.

Из организма человека были выделены кокки, образующие значительные количества перекиси водорода и определенные как микококки. В описании морфологии этих организмов сообщалось о размножении их путем деления и почкования. Поскольку по физиолого-биохимическим свойствам исследуемые кокки несколько отличались от всех известных видов Mycococcus и образовывали значительные количества перекиси водорода, было предложено выделить их в новый вид — Mycococcus hyperoxidans.

Из почв и ризосферы сельскохозяйственных растений Украины была выделена группа олигонитрофильных штаммов кокков, близких по систематическому положению к Mycococcus albus, но отличающихся от описания этого вида способностью к фиксации азота. По этому признаку микококки были выделены в новую разновидность — Mycococcus albus var. oligonitrofilus.

Морфологически описываемые культуры соответствовали описанию рода Mycococcus, форма клеток менялась от шаровидной и овальной до веретеновидной и лимоновидной; встречались ответвления и боковые выросты на клетках; наблюдалось варьирование в размерах клеток.

Из рубцового отдела желудка коровы была выделена термотолерантная кокковидная культура, активно растущая на средах с парафинами. На основании изучения морфологических признаков культура была отнесена к роду Mycococcus. Авторы отмечали полиморфизм клеток в культуре этого организма и размножение путем деления, перешнуровывания и почкования, свойственного микококкам по описанию. По культурально-физиологическим признакам исследуемый организм был близок к виду Mycococcus lactis (Красильников, 1949), но отличался от описания этого вида повышенным температурным оптимумом роста (38—43 °C) и способностью активно расти на средах с парафинами, выделяя при этом флавины.

При исследовании микрофлоры ризосферы в числе прочих микроорганизмов была выделена культура, соответствующая по морфологии микококкам и отнесенная к виду Mycoccocus lactis. При изучении микрофлоры литофильных (растущих на камнях) лишайников, покрывающих горы Памира и Тянь-Шаня, было обнаружено, что характерными компонентами ли-

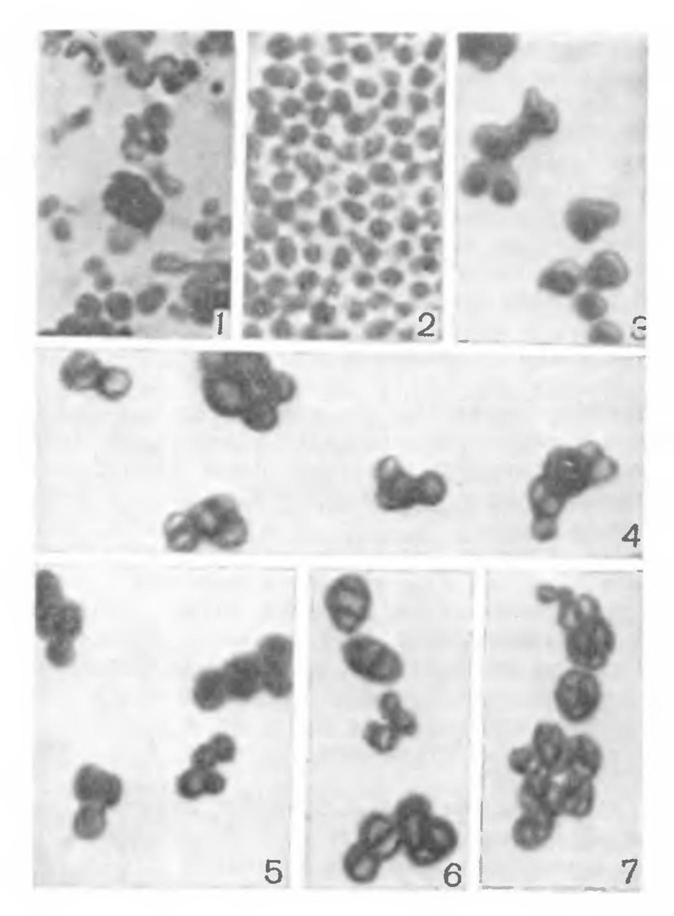


Рис. 108. Клетки микококков в световом микроскопе:

1—3 — варьирование размеров и очертаний клеток, фазовый контраст; *4* — образование конгломератов неопределенной конфигурации; *5* — «почкующиеся» клетки микококков; *6—7* — дробление клеток в конгломератах. Окраска клеточной стенки по Гутштейну. Увел. × 3600.

шайниковых ценозов этих высокогорных районов являются пигментные кокковидные формы микроорганизмов. Среди последних были найдены и микококки.

Морфология и тонкое строение микококков

Клетки микококков значительно варьируют по величине (от 0,5 до 3—4 *мкм*) в одной и той же культуре, имеют разнообразную форму — шаровидную, овальную, клиновидную, треугольную, часто они как бы сдавлены с одной или нескольких сторон (рис. 108).

На ранних стадиях развития кокки собраны в конгломераты неопределенных конфигураций либо искривленные цепочки (рис. 108,*4*). Встречаются сочетания мелкой и крупной клеток, соединенных вместе, либо двух мелких клеток, прикрепленных с обеих сторон к большой клетке, что напоминает материнскую клетку с почками.

При окраске клеточных стенок кокков обнаружилось, что (рис. 108,*5*) крупные клетки (2—4 *мкм*), принимаемые в фазовом контрасте за единичные, представляют на самом деле конгломераты клеток, объединенных общей оболочкой. Внутри такой клетки-колонии видны беспорядочно расположенные перегородки (рис. 108, *6*, *7*).

Длительное непрерывное наблюдение за развитием культур дало возможность выявить определенный цикл развития. В первые часы роста образуются макроформы, представляющие агрегаты клеток, объединенные общей оболочкой. В последующем эти образования распадаются на отдельные клетки различной формы и величины. При этом на всех стадиях развития наблюдается неравномерный характер роста и деления (дробления) клеток. Даже шаровидные мелкие клеточки, образующиеся на конечных этапах дробления, приобретают перед каждым последующим делением треугольную форму, напоминая первые этапы прорастания спор актиномицетов тремя проростками.

У некоторых штаммов с красно-розовой пигментацией культур обнаруживаются подвижные клетки. Они появляются при окончательном разделении конгломератов на единичные клеточки и имеют всегда правильно шаровидную форму. Подвижность сохраняется в 7—8-суточных культурах.

Постоянное нахождение в препаратах исследуемых штаммов «почкующихся» клеток позволило предположить размножение этих организмов почкованием, что свойственно, по описанию, микококкам. Однако в результате наблюдения за развитием отдельных клеток в камере было показано, что микококки размножаются путем неправильного дробления, а не почкования.

Появление сочетаний клеток, похожих на материнские клетки с почками, оказалось результатом специфического неравномерного роста и деления исследуемых организмов.

Из всех известных кокковых форм неравномерный характер роста и деления описан только у клеток кокковидной стадии развития микобактерий. Как и для описываемых культур, для них характерен такой же неравномерный рост кокков, приводящий к формированию клиновидных клеток, и расположение перегородок под углом друг к другу, сопровождающееся образованием искривленных цепочек или неправильных скоплений клеток.

Однако кокковидные клетки микобактерий при перенесении в свежую среду прорастают в палочки, в то время как у исследуемых культур палочковидная стадия развития не появлялась ни при каких условиях культивирования.

Клетки микококков имеют все характерные для прокариотных микоорганизмов структуры: клеточную стенку, цитоплазматическую мембрану, цитоплазму, содержащую различные включения, внутрицитоплазматические мембранные структуры и нуклеоид. Клеточные стенки имеют строение, характерное для грамположительных организмов. Они состоят из двух электронно-плотных слоев и более широкого светлого слоя между ними (рис. 109 и 110). У некоторых штаммов отдельные участки клеточной стенки были сильно утолщены и имеют рыхлое, аморфное строение. Цитоплазма обычно мелкогранулярная и состоит из плотно упакованных рибосом. Внутри цитоплазматические мембранные системы трубчатого, ламелярного, а у некоторых штаммов и везикулярного типа. Нуклеоид занимает участки различных размеров и форм и имеет фибриллярное строение.

Изучение тонкого строения микококков дало возможность наблюдать необычный для кокков способ деления, предполагаемый при исследовании культур в световом микроскопе. Оказалось, что всем представителям микококков свойственно неравномерное, неправильное деление (дробление) клеток на несколько частей.

Перегородки закладываются сразу в нескольких участках клеточной стенки без какой-либо закономерности и растут центрипетально, дробя клетку на секции разной величины и формы (рис. 109 и 110). В одной клетке может образоваться от трех до десяти перегородок, а их беспорядочное расположение обусловливает образование причудливо расчлененной крупной клетки-колонии. Каждая клеточка в такой клетке-колонии имеет свою мембрану и внутренний слой клеточной стенки. Внешний слой клеточной стенки является общим для всех клеточек и при отделении их друг от друга, по-видимому, формируется заново.

Иногда септы (перегородки) могут располагаться параллельно друг другу; в других случаях они отчленяют краевые участки клетки, имеющие серповидную или треугольную форму. Встречается и радиальное расположение перегородок.

Со временем крупная клетка-колония дробится на отдельные части по этим перегородкам, распадаясь на все меньшие и меньшие агрегаты клеток неопределенной конфигурации.

Неравномерное деление (дробление) клеток было обнаружено у некоторых представителей класса лучистых грибков. Таким образом, размножение микроорганизмов путем неравномерного деления свойственно некоторым культурам кокков и актиномицетов, включая и микококки.

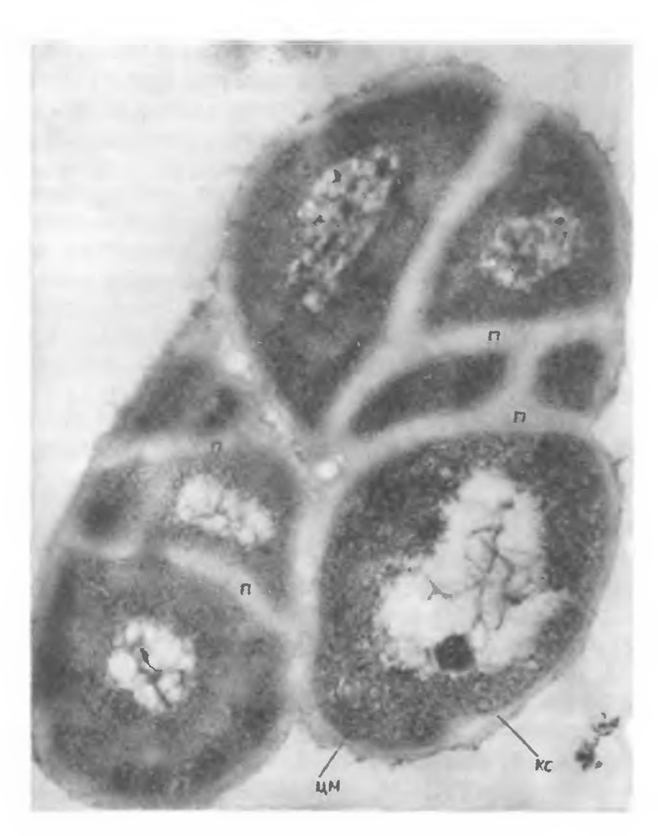


Рис. 109. Ультратонкий срез клеток Mycococcus species, демонстрирующий специфический способ деления микококков. Увел. ×60 000.

п — перегородки; цм — цитоплазматическая мембрана; кс — клеточная стенка.





Рис. 110. Ультратонкие срезы микококков (Mycococcus species). Видно дробление клеток. Увел. × 30 000.

Физиолого-биохимические особенности микококков

Микококки являются аэробными гетеротрофными, грамположительными организмами, растущими при температуре от 10 до 30 °С и обладающими слабой ферментативной активностью. Культуры микококков, выделяемые из почв, хорошо растут на синтетических средах

с минеральным источником азота. Мик окок ки, обитающие в лишайниках, требуют при культивировании аминокислот и витаминов в качестве ростовых факторов, что связано, по-видимому, с их экологией.

Представители рода Mycococcus, выделяемые из почв и лишайников, большей частью окрашены в красные, розовые и желтые тона за счет внутриклеточных пигментов, образуемых этими культурами. Изучение физико-химических свойств пигментов показало, что они относятся к группе кислородсодержащих каротиноидов.

Культуры микококков, выделяемые из организма человека и животных, как правило, беспигментные.

На микококках из литофильных лишайников впервые было проведено определение нуклеотидного состава ДНК рода Mycococcus. Оказалось, что содержание ГЦ пар в ДНК у представителей рода Mycococcus колеблется от 62,3 до 69,4 мол.%. Если учесть, что содержание ГЦ в ДНК различных родов класса актиномицетов колеблется от 62 до 78 мол.%, то по этому признаку род Mycococcus оказался близким к лучистым грибкам.

Род Micrococcus характеризуется также близкой величиной нуклеотидного состава (57—75 мол.% ГЦ).

В клеточных стенках микококков в качестве основных аминокислот был обнаружен лизин в сочетании с аспарагиновой кислотой и глицином, а из сахаров — галактоза и арабиноза. Учитывая одновременно морфологические особенности и химический состав клеточных стенок, можно сказать, что в близком родстве с микококками находятся микрококки и микобактерии. Это подтвердилось и данными инфракрасной спектроскопии. Интересным явилось обнаружение у микококков фермента полифосфатглюкокиназы. Этот фермент был найден лишь у представителей класса актиномицетов и не был обнаружен ни у истинных бактерий, ни у водорослей. Присутствие полифосфатглюкокиназы в культурах микококков еще раз доказывает их родство с лучистыми грибками, установленное Н. А. Красильниковым на основании морфологии и изменчивости культур микококков.

Изучение морфологии, тонкого строения и биохимических особенностей микококков с помощью современных методов исследования позволило выявить новые, ранее не описанные свойства. В связи с этим в настоящее время внесены следующие дополнения в диагноз рода Mycococcus.

Клетки микококков сферические, но имеют неправильные, угловатые очертания; размеры клеток в одной и той же культуре варьируют от 0,5 до 3—4 *мкм*. Большей частью коккоиды собраны в агрегаты неопределенной конфигурации или искривленные цепочки.

Палочковидная стадия развития отсутствует. Клеткам микококков свойствен неравномерный характер роста. Размножение происходит путем неравномерного деления (дробления) клетки на несколько частей. Встречаются подвижные формы, имеющие всегда правильно шаровидную форму клеток. По внешнему виду колоний культуры микококков не отличаются от культур микобактерий или микрококков. По Граму, окрашиваются положительно, аэробы. Нуклеотидный состав ДНК колеблется от 62 до 69 мол.% ГЦ. Пигменты окрашенных форм относятся к группе кислородсодержащих каротиноидов.

Клеточные стенки содержат лизин, аспарагиновую кислоту, глицин, а из сахаров — арабинозу и галактозу.

Экология микококков и их значение в природе и жизни человека

В настоящее время имеется весьма небольшое число сведений о распространении микококков. Известно, что микококки были выделены из почв, лишайников, ризосферы и листьев растений, из организма человека и животных. Из этого следует, что, по-видимому, они довольно широко распространены в природе. При изучении состава почвенной микрофлоры, возможно, их путали с микрококками.

Выделенные из ризосферы сельскохозяйственных растений микококки фиксировали азот атмосферы в довольно значительных количествах, участвуя тем самым в снабжении азотом растений наряду с другими азотфиксаторами.

Обитающие в литофильных лишайниках микококки оказались способными, как и сами лишайники, к поглощению и аккумуляции в клетках радиоактивных веществ. Особый интерес представляют микококки, выделенные из организма человека и животных и образующие перекись водорода (H_2O_2). Сотрудниками кафедры микробиологии Днепропетровского медицинского института было показано, что микококки — продуценты H_2O_2 — часто выделяются из тканей новообразований и из органов животных, облученных рентгеном. Облучение, столь важное в терапии рака, может быть, по-видимому, полностью заменено воздействием эквивалентного количества перекиси водорода, поскольку действие облучения состоит лишь в том, что оно вызывает образование H_2O_2. Предполагается, что попадание продуцентов H_2O_2 в ткань новообразований имеет в своей основе защитный механизм.

ПОРЯДОК КОККИ (COCCALES)

Название «кокки» было предложено для бактерий, имеющих сферическую форму клетки (от греч. «коккус» — ягода). Человек, сам того не подозревая, постоянно сталкивается в своей жизни с кокковидными микроорганизмами. Кокки находятся в воздухе, которым мы дышим, в земле, по которой мы ходим, в цветах, которые мы собираем, в воде рек и морей, в пище, которую мы едим, и даже в нашем организме. Одни виды кокков полезны для человека — их используют в производстве молочных продуктов (кефира, масла, сыров), при приготовлении силоса; они участвуют в круговороте веществ в природе, разлагая различные отмершие остатки растений и животных и выполняя тем самым роль «мусорщиков»; они стимулируют рост культурных растений, снабжая их витаминами и гетероауксинами. Другие виды кокков издавна наносили большой вред человеку, являясь источником заражения и нагноения ран, вызывая такие тяжелые заболевания, как крупозная пневмония, менингит, гонорея и др. Развиваясь в некоторых молочных, мясных и рыбных продуктах, некоторые кокки выделяют в среду сильнейший яд — энтеротоксин — и вызывают тем самым пищевые отравления людей.

Если посеять пробы воды, почвы, кусочки растений, слюну, гной людей или животных, зараженных патогенными кокками, на специальные твердые питательные среды, мы увидим разнообразные колонии. У патогенных кокков колонии, как правило, невзрачные (мелкие и бесцветные); у сапрофитных форм часто обнаруживаются красивые колонии, окрашенные в яркие красные, розовые, оранжевые и синие тона. Особенно много пигментных форм кокков в воздухе, на поверхности высших растений и литофильных (растущих на камнях) лишайников, т. е. там, где они подвержены действию солнечной радиации. Предполагают, что пигменты, вырабатываемые микроорганизмами, выполняют защитные функции.

Сапрофитные формы кокков довольно неприхотливы: они растут в широком диапазоне температур (от 10 до 45 °С), развиваются на обычных пептонных средах, некоторые виды обитают в местах с повышенными концентрациями солей, другие устойчивы к радиоактивному излучению. Обитающие в организме человека кокки адаптировались к паразитическому образу жизни и трудно поддаются культивированию, требуя особых условий влажности, температуры, сложных питательных веществ.

Если посмотреть под микроскопом, мы увидим, что колонии кокков состоят из множества мелких округлых клеточек. Величина их может варьировать от 0,2 до 2,5—3 *мкм*, но чаще всего встречаются клетки от 0,5 до 1 *мкм*. Изучать такие мелкие организмы в световом микроскопе довольно сложно. Несмотря на то что само название «кокки» предполагает сферическую форму клетки, у некоторых кокков клетки имеют несколько удлиненную, ланцетовидную форму (у «молочных» стрептококков) или форму кофейных зерен (у гонококков). Цикл развития кокков крайне прост: клетка делится на две равные кокковидные клетки. Такой простой жизненный цикл осложняет систематизацию кокковых форм, к тому же почти все кокки (за небольшим исключением) неподвижны, не образуют спор, большей частью грамположительны.

Какие же признаки могут служить дифференцирующими при разделении кокков на таксоны? Оказалось, что в зависимости от того, в какой плоскости происходит деление клетки, кокки располагаются после деления либо в виде цепочек, либо тетрад, либо пакетов или скоплений неправильной формы. Еще в 1900 г. Мигула разделил кокки на 5 родов на основании способа деления, а также подвижности:

Streptococcus — цепочки кокков, деление в одной плоскости;
Micrococcus — одиночные или в неправильных скоплениях кокки;
Sarcina — правильные пакеты, деление в трех взаимно перпендикулярных направлениях;
Planosarcina и Planococcus — подвижные сарцины и микрококки.

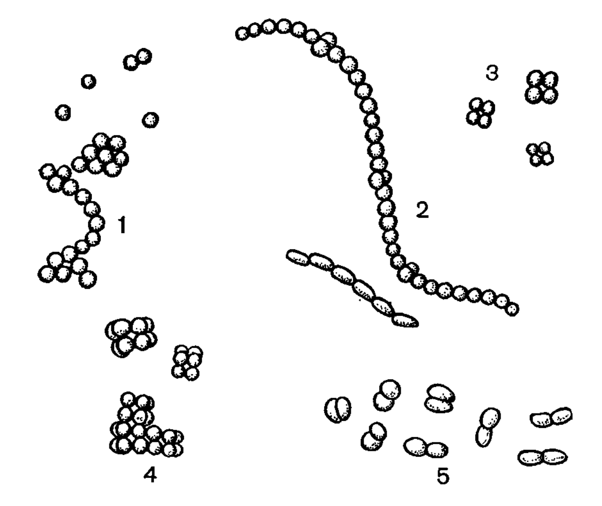


Рис. 111. Родовая принадлежность кокков в зависимости от расположения клеток после деления:

1 — Micrococcus; 2 — Streptococcus; 3 — Gaffkya; 4 — Sarcina; 5 — Diplococcus.

До сих пор во всех современных учебниках и руководствах по микробиологии приводятся традиционные рисунки различных сочетаний кокковидных клеток, характеризующих определенный род (рис. 111).

В широко используемом в нашей стране «Определителе бактерий и актиномицетов» Н. А. Красильникова все кокки, объединенные в одно семейство Coccaceae (порядок Coccaceae, класс Actinomycetes), подразделяются на роды по следующим признакам: клетки одиночные — род Micrococcus, клетки соединены в пары — род Diplococcus, в цепочки — род Streptococcus, в пакеты — род Sarcina. Таким образом, видно, что распределение по родам основано на том же морфологическом, легко обнаруживаемом признаке. Роды Neisseria и Nitrosococcus, также включенные Н. А. Красильниковым в семейство Coccaceae, выделяются по другим свойствам — окраске по Граму и автотрофному типу питания соответственно.

В настоящее время известно свыше 15 родов кокков. Некоторые роды — Gaffkya, Pediococcus, Staphylococcus — были описаны очень давно, но считались ранее синонимами рода Micrococcus. Род Leuconostoc рассматривался Н. А. Красильниковым как вид, входящий в род Streptococcus. При увеличении количества родов семейства Coccaceae одного морфологического признака оказалось недостаточно для дифференциации кокковых форм, поэтому стали использоваться в качестве диагностических такие признаки, как окраска по Граму, отношение к кислороду, тип метаболизма, патогенность и др. Многие авторы предлагают выделять уже не одно, а несколько семейств кокков. Так, в определителе бактерий Берги кокки распределены по трем семействам: Micrococcaceae, Neisseriaceae и Lactobacillaceae — триба Streptococcaceae. Род Nitrosococcus помещен в семейство Nitrobacteriaceae.

Ниже мы приводим краткую характеристику основных родов кокков.

РОДЫ ДИПЛОКОККИ (DIPLOCOCCUS), СТРЕПТОКОККИ (STREPTOCOCCUS), ПЕДИОКОККИ (PEDIOCOCCUS), ЛЕЙКОНОСТОК (LEUCONOSTOC), ПЕПТОСТРЕПТОКОККИ (PEPTOSTREPTOCOCCUS)

Эти роды объединены по определителю бактерий Берги в трибу Streptococcaceae, семейство Lactobacillaceae. Общие признаки перечисленных выше родов: грамположительные, образуют цепочки, неподвижные, кокки, микроаэрофилы или факультативные анаэробы, каталазу не образуют, энергетический метаболизм протекает по типу брожения, нуждаются в сложных питательных веществах.

Род Streptococcus. Этот род включает в себя: 1) пиогенные (гноеродные) стрептококки — патогенные для человека и животных; 2) фекальные стрептококки и 3) безвредные «молочные» стрептококки.

П и о г е н н ы е стрептококки адаптированы к паразитическому образу жизни в организме млекопитающих. Их выращивают при 37 °С в бульоне с сывороткой и кровью в атмосфере, содержащей 5—10% CO_2. Типичный представитель группы пиогенных стрептококков — Str. pyogenes. Здесь и далее родовое название видов Streptococcus дается сокращенно Str. Он служит возбудителем скарлатины, ангины, послеродового сепсиса и других тяжелых эпидемических инфекций человека. Str. agalactiae вызывает в основном инфекции у крупного рогатого скота.

Ф е к а л ь н ы е стрептококки обнаруживаются в испражнениях человека и животных. Некоторые из них постоянно живут также в полости рта, откуда и попадают в кишечник. Str. salivarius встречается в основном у человека; Str. bovis — только у рогатого скота; Str. equinus — у лошадей и других животных.

В эту же группу входят более устойчивые э н т е р о к о к к и, обнаруживаемые в кишечнике человека и животных, навозе, молочных продуктах. Они часто образуют скопления, напоминающие скопления микрококков. Типичный представитель энтерококков — Str. faecalis. Все энтерококки хорошо растут при температуре 22—40 °С на обычных мясных средах. Поскольку фекальные стрептококки постоянно присутствуют в кишечнике человека, сохраняют жизнеспособность во внешней среде, легко культивируются и идентифицируются, их принято считать индикаторами фекального загрязнения.

Стрептококки «м о л о ч н о й» г р у п п ы вызывают скисание молока и играют важную роль в молочной и пищевой промышленности. Они быстро растут в молоке при 28 °С, вызывая его свертывание. Типичные представители «молочных» стрептококков — Str. lactis, Str. cremoris и Str. thermophilus. Последний выдерживает температуру 63 °С и используется для получения сыров, которые готовят при относительно высокой температуре.

Род Diplococcus. К этому роду относится единственный вид — Diplococcus pneumoniae, вызывающий крупозную пневмонию и другие тяжелые инфекции — менингит, септицемию, перитонит.

Диплококки содержатся в слюне и мокроте больных крупозной пневмонией, обнаруживаются также в полости рта и носоглотке здоровых людей. Культивируются они так же, как и пиогенные стрептококки.

Род Leuconostoc. Название микроорганизмов этого рода происходит от названия сине-зеленых водорослей — Nostoc и от греческого слова «лейкос» — бесцветный. Бактерии рода Leuconostoc напоминают водоросли Nostoc тем, что образуют переплетающиеся цепочки, состоящие из сферических клеток, окруженных толстой капсулой, но лишены хлорофилла в отличие от водорослей. Представители рода Leuconostoc относятся к гетероферментативным микроорганизмам. L. mesenteroides и L. dextranicum сбраживают квашеную капусту, силос и соки в процессе производства сахара. Они наносят ущерб сахарной промышленности, образуя слизи и камеди, засоряющие чаны и трубопроводы.

L. citrovorum в сочетании со Str. lactis и Str. cremoris добавляют к молоку и сливкам, идущим на производство масла и сыра, так как этот организм расщепляет лимонную кислоту с образованием диацетила, придающего приятный вкус сливочным маслам.

Род Peptostreptococcus. Клетки в парах или цепочках, неподвижны, грамположительны. Анаэробы. Разрушают различные вещества, содержащие протеины, органические кислоты и углеводы с образованием CO_2, H_2 и других продуктов. Обнаруживаются в дыхательных путях и пищеварительном тракте человека и животных. Встречаются патогенные виды. Типовой вид — Peptostreptococcus anaerobius, выделяется он из гангренозных очагов, аппендикса, крови.

Род Pediococcus. К этому роду относятся гетероферментативные микроаэрофильные кокки. Поскольку они часто образуют скопления кубовидной формы наряду с цепочками кокков, их называли иногда сарцинами.

Педиококки развиваются в бродящих растительных продуктах, главным образом в пиве и пивном сусле. Пиво скисает и мутнеет, приобретает неприятный вкус и запах. Типовой вид — Pediococcus serevisiae.

РОДЫ МИКРОКОККИ (MICROCOCCUS), СТАФИЛОКОККИ (STAPHYLOCOCCUS), ГАФКИЯ (GAFFKYA), САРЦИНЫ (SARCINA), МЕТАНОКОККИ (METHANOCOCCUS), ПЕПТОКОККИ (PEPTOCOCCUS)

Эти роды объединяются в семейство Micrococcaceae по определителю Берги.

Общие признаки вышеперечисленных родов: грамположительные, большей частью свободноживущие сапрофитные кокки с правильно сферической формой клеток. За исключением Peptococcus, все они растут в широком диапазоне температур (22—40 °С), в самых разнообразных условиях: в инфицированных тканях, грязи, молочных и мясных продуктах, в почве, пыли, воздухе, морской и речной воде, на поверхности растений. Все они гетеротрофы и хорошо растут на обычных пептонных средах. Много встречается окрашенных форм.

Род Micrococcus. Клетки в неправильных скоплениях, у некоторых видов наблюдаются подвижные клетки. Одни виды бесцветные; другие образуют пигмент оранжевого, желтого или красного цвета. Сапрофиты или факультативные паразиты, патогенных видов нет. У большинства видов оптимум температуры 25—30 °С, хотя для Micr. cryophilus оптимальная температура +10 °С. Большинство микрококков довольно устойчивы к высушиванию и нагреванию. Некоторые виды (Micr. morrhuae и Micr. halodenitrificans) галофильны и могут расти в среде, содержащей до 20—30% NaCl. Распространены повсеместно — в почве, воздухе, воде, пищевых продуктах. Разлагая органические остатки, содержащие белки, с образованием аммония, микрококки выполняют тем самым роль «мусорщиков». Micr. ureae разлагает мочевину до аммонийных солей, а Micr. colpogenes, обитающий в морской воде, разрушает хитин. Виды Micr. denitrificans и Micr. halodenitrificans редуцируют нитраты и нитриты до свободного азота, участвуя в круговороте азота в природе.

Типовой вид рода — Micr. luteus.

Род Staphylococcus. Представители этого рода отличаются от микрококков тем, что являются факультативными анаэробами и вызывают ферментацию глюкозы в анаэробных условиях с образованием кислоты, кроме того, многие виды стафилококков патогенны. Большинство видов требуют органических источников азота и витаминов для роста. Многие штаммы образуют оранжевый или желтый пигмент. Типовой вид рода — Staphylococcus aureus. Staphylococcus aureus — возбудитель гнойных инфекций, он может вызывать маститы, фурункулезы, абсцессы внутренних органов. Staphylococcus epidermidis — менее вирулентный возбудитель тех же инфекций.

Стафилококки нередко вызывают пищевые отравления, что связано с их способностью вырабатывать яды — энтеротоксины. При попадании токсинов в желудочно-кишечный тракт возникают тошнота, рвота, понос.

Встречаются чаще всего на коже и слизистых теплокровных животных, в различных пищевых продуктах, воздухе. Сапрофитные стафилококки трудно отличить от микрококков.

Род Gaffkya. Представители этого рода характеризуются тем, что образуют тетрады клеток, часто окружены толстыми капсулами. Аэробы и факультативные анаэробы. Оптимум температуры 37 °С. Патогенны для мышей

и некоторых других животных. Типовой вид — Gaffkya tetragena.

Род Sarcina. Деление клеток в трех взаимно перпендикулярных направлениях обусловливает образование правильных пакетов кокков, характерных для представителей этого рода. Следует отметить, что род этот весьма гетерогенный. В него входят как неподвижные, так и подвижные виды (Sarcina ureae), как аэробные, так и облигатно анаэробные виды. В связи с этим род Sarcina подразделяется на подроды:

1. Подрод Zymosarcina — микроаэрофилы или анаэробы, используют сахара, не образуют метан. Сюда входят виды Sarcina ventriculii и Sarcina maxima. Интересно, что пакеты Sarcina ventriculii склеены веществом, состоящим из целлюлозы, выделяемой клетками этого вида.

2. Подрод Methanosarcina — анаэробы, не используют сахаров, образуют метан из CO_2. Сюда относятся виды Sarcina methanica и Sarcina barkeri.

3. Подрод Sarcinococcus — аэробы, не превращают мочевину в аммонийные соли. Сюда входят наиболее часто встречающиеся в воздухе, воде и почве виды: Sarcina lutea, Sarcina flava (желтый пигмент), Sarcina aurantiaca (оранжевый) и Sarcina litoralis (красный пигмент) — галофильный вид.

4. Подрод Urosarcina — аэробы, превращают мочевину в аммонийные соли. Представитель этого подрода — Sarcina urea — интересен тем, что образует эндоспоры. Последние локализуются в центре клетки. Кроме того, клетки этого вида подвижны и имеют по одному длинному жгутику.

Все виды сарцин относятся к сапрофитам или факультативным паразитам. Как и микрококки, они участвуют в круговороте веществ в природе.

Род Methanococcus. Клетки единичные, в парах или агрегатах. Подвижны или неподвижны. Грамвариабильны. Отличительный признак рода — разложение различных органических соединений с образованием метана. Анаэробы. Сапрофиты. Типовой вид — Methanococcus mazei. Метанококки обитают в болотах и отстоях сточных вод, образуют метан (болотный газ), CO_2, а иногда и водород.

Род Peptococcus. Клетки единичные, в парах, тетрадах, агрегатах. Неподвижные, грамположительны. Облигатные анаэробы, обладающие протеолитической активностью и ферментирующие разнообразные органические соединения. Оптимум температуры 37 °C. Типовой вид — Peptococcus niger, образующий пигмент черного цвета. Обитают в испражнениях, грязи, в человеческом организме и способны при определенных условиях вызывать септические инфекции.

РОДЫ НЕЙССЕРИЯ (NEISSERIA) И ВЕЙЛОНЕЛЛА (VEILLONELLA)

По определителю Берги эти роды объединяются в семейство Neisseriaceae. Грамотрицательные неподвижные кокки, большей частью паразиты человека, оптимум температуры 37 °C.

Neisseria — мелкие аэробные диплококки, напоминают по форме кофейные зерна. Микроорганизмы этого рода — классический пример хрупких бактерий, высокоадаптированных к паразитическому образу жизни. Они не могут долго сохраняться вне организма, при высушивании погибают, растут лишь на мясной среде с кровью при высокой влажности. температуре 35—37 °C, в атмосфере, содержащей 5—10% CO_2.

В отличие от широко распространенных представителей Micrococcaceae, Neisseria обнаруживаются лишь в верхних дыхательных путях человека. Исключение составляет N. gonorrhaeae (гонококки) — возбудитель гонорреи, размножающийся в мочеполовом тракте. N. meningitidis (менингококки) вызывает эпидемический цереброспинальный менингит.

Существуют и сапрофитные представители Neisseria — N. flava, N. catarrhalis и N. sicca. Они развиваются в организме млекопитающих, но безвредны.

Род Veillonella — грамотрицательные анаэробные кокки, обитающие в полости рта здоровых людей и животных. Изучены мало.

Сравнительно недавно описаны два рода кокков, еще не вошедшие в определители.

Род Aerococcus — кокки, обычно загрязняющие воздух. Выделены в особый род на основании устойчивости к 40% желчи и кристаллвиолету. Выживают при 60 °C в течение 30 *мин*, растут только в щелочной среде при pH 9, грамположительны.

Род Methylococcus — диплококки или цепочки кокков, грамотрицательны. В отличие от метанобразующих бактерий приставка Methyl обозначает — метанокисляющие. Кроме метана, культуры этого рода могут использовать и метанол. Предполагается выделить этот род вместе с другими метанокисляющими бактериями в отдельное семейство — Methylobacteriaceae.

Новые подходы к таксономии Coccaceae

В настоящее время большинство исследований по систематике кокков касаются наиболее широко распространенных в природе представителей родов Micrococcus, Staphylococcus и Sarcina. Стафилококков постоянно выделяют из организма человека и животных, воздуха,

различных пищевых продуктов; микрококков и сарцин — из почвы, воздуха, воды, растений.

Начиная с конца прошлого столетия и до настоящего времени ведутся постоянные поиски признаков, которые бы дали возможность четко разграничить два больших рода — Micrococcus и Staphylococcus, представляющих яркий пример дихотомии в бактериальной классификации. В качестве дифференцирующих родовых признаков использовались самые разнообразные свойства — патогенность, термоустойчивость, антигенный состав, чувствительность к антибиотикам. Многие исследователи пытались, наоборот, объединить роды Staphylococcus и Micrococcus в один род и производить лишь деление на виды.

Большой вклад в систематику кокков внес английский микробиолог Бэрд Паркер, исследовавший свыше тысячи культур кокков, выделенных из самых разнообразных источников — почвы, воздуха, молока, поверхности растений, организма человека и животных.

Первоначально все исследуемые культуры кокков были отнесены им к трем родам — Staphylococcus, Micrococcus и Sarcina; в свою очередь, каждый род был поделен на несколько групп на основании физиолого-биохимических особенностей. Все культуры были исследованы в сравнительном аспекте с использованием общепринятых методов, рекомендуемых для диагностики бактерий обществом американских бактериологов. Были введены и новые признаки для характеристики групп — химический состав клеточных стенок и чувствительность к лизоциму. Роды Staphylococcus и Micrococcus разграничивались на основании анаэробной ферментации глюкозы. Представители рода Staphylococcus способны в анаэробных условиях ферментировать глюкозу с образованием кислоты, в то время как культуры рода Micrococcus не обладают таким свойством. Использование этого теста для разграничения вышеуказанных родов было принято официально подкомитетом по таксономии Micrococcaceae в 1964 г. Принадлежность культур к роду Sarcina устанавливалась по способности кокков образовывать правильные пакеты клеток. Однако и Бэрд Паркер, и другие авторы отказались от выделения аэробных пакетообразующих кокков в самостоятельный род Sarcina.

Исследования последних лет показали, что анаэробная ферментация глюкозы не является надежным признаком для дифференциации микрококков и стафилококков. Начались поиски новых тестов. Большие исследования проведены по изучению нуклеотидного состава ДНК кокков чешскими авторами (Коцур, Мартинек, Мазанек и др.). В результате удалось разграничить по этому признаку два больших рода — Micrococcus и Staphylococcus. Установлено, что у представителей рода Staphylococcus молярный процент ГЦ в ДНК колеблется от 30,7 до 36,4, в то время как у представителей рода Micrococcus — от 65 до 75. Впоследствии было предложено расширить предел колебаний величины ГЦ для рода Micrococcus от 57 до 75 мол. %. Культуры микрококков, у которых содержание ГЦ было значительно ниже предела, установленного для рода Micrococcus (39—51 мол. %), предложено выделить в особый род — Planococcus.

Исследование состава оснований ДНК у сарцин показало, что они не отличаются по нуклеотидному составу от представителей рода Micrococcus. Исследователи, изучавшие кокковые формы микроорганизмов, уже давно отмечали, что образование пакетов культурами аэробных кокков не является стабильным признаком: при определенных условиях культивирования аэробные сарцины теряют способность к образованию пакетов. Следовательно, пакетообразование не может служить ценным критерием для разделения родов Micrococcus и Sarcina. По физиологическим и культуральным признакам и нуклеотидному составу ДНК аэробные сарцины не отличаются от микрококков. На основании этого предложено аэробные пакетообразующие кокки исключить из рода Sarcina и перенести их в род Micrococcus. Родовое название Sarcina в таком случае сохраняется за анаэробными видами сарцин, стабильно образующими пакеты и имеющими в составе оснований ДНК 28—30 мол. % ГЦ. В последней сводке по нуклеотидному составу кокков даются пределы колебаний ГЦ для каждого рода кокков.

Пределы колебаний ГЦ в ДНК различных родов кокков (по Богачеку и Кокуру, 1970)

Род кокков	мол. % ГЦ
Sarcina	29—30
Staphylococcus	30—37
Streptococcus	33—42
Sporosarcina	31—43
Pediococcus	35—41
Aerococcus	38—42
Planococcus	39—51
Micrococcus	57—75

Оказалось, что с нуклеотидным составом ДНК коррелирует и содержание менахинонов. Менахиноны (витамины группы К), связанные с электронным транспортом у бактерий, были обнаружены у всех микрококков и стафилококков, но в разных количествах, от несколь-

ких микрон до более чем 400 *мкг*. В менахинонах разных микроорганизмов может содержаться от 6 до 9 изопреновых единиц. Однако менахиноны, состоящие из 6 изопреновых единиц, были обнаружены только у представителей рода Micrococcus, в то время как микроорганизмы из рода Staphylococcus содержали менахиноны только с 9 изопреновыми единицами. Содержащие водород менахиноны были обнаружены только у пигментированных микрококков, характеризующихся наивысшим содержанием ГЦ.

Последнее время в качестве таксономического признака все чаще используется химический состав клеточных стенок микроорганизмов. Были сделаны попытки определить и сравнить химический состав клеточных стенок и у кокков. Характерной общей особенностью для микрококков и стафилококков является отсутствие диаминопимелиновой кислоты в клеточных стенках, вместо нее присутствует лизин. По мере продвижения от подгрупп рода Staphylococcus к подгруппам рода Micrococcus, выделенным Бэрд-Паркером, упрощается аминокислотный состав пептидов. Набор сахаров, напротив, более полный у микрококков высших групп. Интересно, что в пептидогликанах клеточных стенок стафилококков присутствуют связи глицин-глицин, в то время как в пептидных цепочках культур рода Micrococcus такие мостики отсутствуют. Чувствительность культур рода Staphylococcus к антибиотику лизостафину объясняется воздействием этого антибиотика на глициновые мостики; микрококки же устойчивы к действию лизостафина.

Таким образом, четкое разграничение родов Micrococcus и Staphylococcus становится все более вероятным на основании нуклеотидного состава ДНК, химического состава клеточных стенок, содержания менахинонов и других признаков современной таксономии.

Тонкое строение кокков. Способ деления

Принципиальное строение клеток кокков в целом не отличается от такового у других прокариотных микроорганизмов. Клетки кокков состоят из клеточной стенки, цитоплазматической мембраны, цитоплазмы с различными включениями и нуклеоида.

У кокков развиты внутрицитоплазматические мембранные структуры, имеющие разное строение — ламеллярное, трубчатое, везикулярное. Внутрицитоплазматические мембранные структуры (мезосомы) часто связаны с нуклеоидом или заключены в него. Мезосомы находятся в контакте с растущими перегородками, и существует предположение, что они участвуют в делении клетки.

На основании строения клеточной стенки, а также ее химического состава все кокки, как и прочие бактерии, разделены на две большие группы — грамположительные и грамотрицательные. Известно, что у грамположительных бактерий клеточная стенка, как правило, толще, чем у грамотрицательных, хотя этот признак не стабилен. Например, стенки стрептококков становятся в 2—3 раза толще при добавлении к питательной среде хлорамфеникола, а клеточные стенки Staphylococcus aureus увеличиваются от 300 до 1000 Å при выращивании на среде, содержащей 4,5% NaCl. С помощью окраски уранилацетатом у грамположительных кокков проявляется довольно однородный плотный слой, иногда ограниченный более узкими электронно-плотными слоями с обеих сторон (рис. 2). Большую часть стенки этих организмов составляет муреин или пептидогликан, достигая у отдельных видов микрококков до 80—90% от общей массы стенки. Это вещество придает стенке механическую прочность. Что касается других компонентов, то в клеточных стенках грамположительных кокков могут обнаруживаться различные тейхоевые кислоты, полисахариды и протеины.

При изучении тонкого строения клеток различных кокков обнаружилось, что многие виды кокков, относимые ранее к роду Micrococcus (грамположительные кокки), по строению клеточной стенки оказались близки к грамотрицательным бактериям, и, следовательно, встает вопрос об исключении этих организмов из рода Micrococcus, а возможно, и из семейства Micrococcaceae. Так оказалось, что виды Micr. radiodurans, Micr. denitrificans, Micr. diversus, Micr. cryophilus имеют строение клеточной стенки, аналогичное таковому у грамотрицательных кокков рода Neisseria (рис. 112). Micrococcus radiodurans был описан как обычный грамположительный представитель рода Micrococcus, образующий тетрады и близкий к видам Micr. roseus и Micr. rubens tetragenus, отличающийся от них главным образом устойчивостью к радиации.

При изучении тонкого строения Micr. radiodurans было обнаружено, что клеточная стенка этого организма имеет сложное строение, характерное для грамотрицательных бактерий, и состоит из четырех слоев, каждый из которых имеет характерную тонкую структуру. Внешний мембранный волнистый слой напоминает таковой у сине-зеленых водорослей и участвует, по-видимому, в регулировании проницаемости. Часть этого слоя имеет хорошо выраженные участки гексагонально расположенных единиц. Мукопептидный слой пористый и имеет псевдогексагональное расположение пор. Определение химического состава клеточной стенки

Micr. radiodurans показало присутствие большого количества в ней липопротеинов и широкого набора аминокислот, характерного для грамотрицательных бактерий. Таким образом, и химический состав подтвердил принадлежность Micr. radiodurans к группе грамотрицательных кокков.

Другой пример — исключение одного из видов кокков из семейства, к которому он был ранее отнесен,— Neisseria haemolysans. Строение клеточной стенки и способ деления этого организма оказались аналогичны таковым у грамположительных бактерий. Было предложено вид Neisseria haemolysans исключить из семейства грамотрицательных кокков Neisseriaceae и отнести к семейству грамположительных организмов — Lactobacillaceae.

В настоящее время на основании строения и химического состава клеточных стенок пересматривается таксономическое положение многих видов кокков. Наблюдается тенденция к сокращению числа видов микрококков. Так, кокки, называемые ранее Sarcina lutea, Micr. flavus, Micr. citreus, Micr. lysodeicticus, предлагается относить к одному виду — Micr. luteus.

Со строением клеточной стенки и цитоплазматической мембраны тесно связан и способ деления бактерий. Все грамположительные организмы делятся путем центрипетального врастания от краев к центру септ и последующего разделения клеток по этим перегородкам. До недавнего времени считали, что у грамотрицательных микроорганизмов деление происходит без образования перегородок путем постепенного впячивания всех слоев клеточной стенки внутрь с образованием перетяжки в центре клетки, которая становится все тоньше и тоньше и приводит к отделению клеток друг от друга. При определенных условиях фиксации клетки септы все же удалось обнаружить и у типичных грамотрицательных бактерий. Что касается кокков, то, к сожалению, в большинстве работ не описывается подробно способ деления. При просмотре фотографий срезов Micr. cryophilus, Micr. diversus, Neisseria sicca, Neisseria catarrhalis, Micr. denitrificans — организмов, имеющих строение клеточной стенки, типичное для грамотрицательных бактерий, видны перешнуровывающиеся при делении фигуры, а иногда одновременно и септы. Поскольку у истинных грамположительных бактерий не наблюдали перешнуровывания, нахождение такового у вышеописанных кокков служит, по-видимому, дополнительным подтверждением принадлежности этих культур к грамотрицательным бактериям.

Интересно исследование механизма клеточного деления у культуры грамвариабильного кокка. Этот кокк имеет типичное для грамотрицательных организмов строение клеточной стенки, но окраска по Граму была вариабильна. Химический же состав его клеточных стенок отличается от такового у грамотрицательных бактерий. Механизм клеточного деления заключается в образовании септы, состоящей из цитоплазматической мембраны и внутреннего слоя клеточной стенки. Внешняя мембрана при этом не втягивается вместе с внутренним слоем при образовании перегородки, а формируется заново при разделении клеток. Одновременно с образованием перегородки наблюдается и перешнуровывание. Исследователи, описавшие эту культуру, предложили такие грамвариабильные кокки, относимые ранее к микрококкам, поместить в отдельный род, промежуточный между истинными грамположительными и грамотрицательными бактериями.

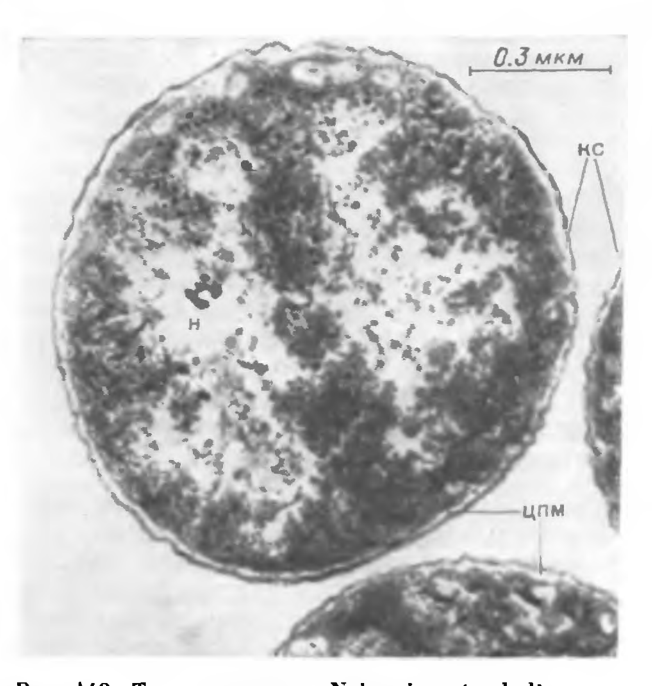


Рис. 112. Тонкое строение Neisseria catarrhalis.

КС — клеточная стенка, ЦПМ — цитоплазматическая мембрана, Н — нуклеоид.

В образовании перегородок перед делением возможны также различные варианты. Оказалось, что бактериальная клетка не всегда делится на две равные части с помощью одной септы; в ней могут одновременно закладываться несколько перегородок, делящих клетку на неравные части. Такой необычный способ деления был обнаружен у бластококка, метаносарцины, микококков, выделенных из литофильных лишайников. В результате беспорядочного деления клетки в разных плоскостях и благодаря тому, что клетки в течение длительного времени остаются соединенными вместе, образуются многоклеточные агрегаты не-

определенных конфигураций. По-видимому, неравномерное деление клеток на несколько частей на одной из стадий развития довольно широко распространено среди кокков.

Таким образом, изучение тонкого строения клеток с помощью электронной микроскопии значительно расширило возможности использования морфологических показателей. Строение клеточной стенки кокков и способ их деления, по-видимому, будут широко использовать в будущем в качестве таксономических критериев.

Экология кокков и их роль в природе и жизнедеятельности человека

Как уже указывалось ранее, кокки представляют собой весьма гетерогенную группу микроорганизмов, имеющих полифилетическое происхождение. Некоторые грамотрицательные виды кокков близки по строению к сине-зеленым водорослям, часть грамположительных микрококков генетически связана, по мнению Н. А. Красильникова, с микококками и должна быть включена в класс Actinomycetes. Среди кокков есть паразиты, обитающие только в организме человека (менингококки и гонококки), приспособленные к паразитическому образу жизни и поэтому весьма трудно поддающиеся культивированию; есть сапрофитные кокки, обнаруживаемые в различных бродящих растительных субстратах (Leuconostoc pediococcus); есть строго анаэробные виды, обитающие лишь в болотах и стоячих водах (Methanosarcina); есть повсеместно распространенные в природе представители родов Micrococcus, Staphylococcus, Sarcina. В промышленности используется очень небольшое число видов кокков. К ним относятся Streptococcus lactis, используемый при приготовлении простокваши и кефира, Micrococcus casei и Micr. liquefaciens, применяемые в симбиозе с другими бактериями в созревании сыров.

Представители таких родов, как Pediococcus и Leuconostoc, наоборот, наносят вред при производстве пива и сахара, и с ними приходится вести борьбу. В качестве санитарно-показательных микроорганизмов, присутствующих в воздухе, считают наиболее подходящими стрептококки, постоянно обитающие в полости рта и носа людей. По концентрации этих бактерий судят о степени загрязненности воздушной среды. В воздухе необитаемых помещений стрептококки отсутствуют. При водоснабжении о степени загрязненности воды судят по количеству фекальных стрептококков, выделенных с испражнениями человека и животных.

Некоторые виды стафилококков являются источниками широко распространенных пищевых интоксикаций. Стафилококки часто обнаруживаются в изделиях из крема, в молочных, мясных и рыбных продуктах. Попадая в эти продукты из оболочки зева и носа людей, из воздуха, стафилококки, развиваясь там, выделяют энтеротоксины, не разрушающиеся при нагревании до 100 °С в течение 30 *мин*. Энтеротоксины стафилококков являются ядами и вызывают пищевые отравления.

Среди кокков существует много патогенных видов, вызывающих такие болезни, как менингит, крупозную пневмонию, гонорею и пр. Некоторые виды стафилококков и стрептококков вызывают нагноение ран, септицемию, перитонит.

Таким образом, многие кокки наносят вред человеку, и с ними постоянно ведется борьба.

С другой стороны, широко распространенные в почве, воде, грязях, на поверхности живых растений и мертвых растительных остатках кокки принимают активное участие в круговороте веществ в природе. Недаром считается, что представители семейства Micrococcaceae играют роль «мусорщиков», разлагая органические остатки, осуществляя аммонификацию белковых веществ. При прямом микроскопировании почвы микробиологом С. Н. Виноградским было обнаружено большое количество кокков. Встречались как мелкие кокки (до 1 *мкм* в диаметре), образующие плотные скопления, заключенные в общую капсулу, так и более крупные кокки (до 2 *мкм* в диаметре) в менее плотных скоплениях. Эти кокковидные микроорганизмы располагались исключительно на гумусовых веществах (специфические органические вещества почвы). При использовании специальных, гуматных сред вырастали многочисленные колонии кокков. Эти кокковидные микроорганизмы, по мнению С. Н. Виноградского, и составляют автохтонную микрофлору почвы, т. е. микрофлору, разлагающую гумусовые вещества. Если к почве добавить легко усваиваемые органические питательные вещества, к колониям автохтонных микроорганизмов прибавятся другие формы (в основном бациллы), развивающиеся свободно в почвенном растворе и не связанные с частицами почвы и гумусовыми веществами.

Преобладание кокковых форм в почве, не получавшей в течение длительного промежутка времени легко поддающихся разложению свежих органических веществ, подтвердилось многими авторами.

При изучении вопросов адсорбции почвенных микроорганизмов оказалось, что многие представители родов Micrococcus и Sarcina обладают сильными адсорбционными свойствами. Электронно-микроскопическое изучение адсорбции микроорганизмов показало, что вы-

сокие адгезивные свойства этих организмов обусловлены наличием на их поверхности различных типов выростов. У сарцин были обнаружены перетрихиально расположенные выросты микрокапсулы, а у стафилококка — лофотрихиально расположенные шиповидные выросты. Таким образом, способность кокков адсорбироваться на поверхности почвенных частиц, отмеченная еще Виноградским, подтвердилась и получила объяснение в специальных опытах по адсорбции микроорганизмов.

Следует сказать, однако, что при исследовании микрофлоры различных типов почв путем посева почвенных суспензий на различные питательные среды не обращалось внимания на количество кокков в почве, они учитывались в сумме с другими бактериальными колониями. Отсутствуют сведения о распространении различных родов и видов кокков в почвах, об их роли в почвообразовательном процессе. Тем не менее косвенные данные свидетельствуют о том, что кокки играют, по-видимому, немаловажную роль в почвообразовании. Кокковые формы бактерий, довольно редко обнаруживаемые в богатых почвах, встречаются, по данным некоторых авторов, в большом количестве на поверхности скал и в примитивных почвах. Было показано, что такой устойчивый минерал, как кварц, может разрушаться в результате подщелачивания среды в культуре Sarcina urea. Возможно, кокки наряду с микобактериями и другими неспороносными бактериями принимают участие в разрушении пород и участвуют таким образом в первичном почвообразовательном процессе. Большое количество кокковых форм микроорганизмов было обнаружено и в лишайниках, покрывающих горы Памира и Тянь-Шаня. В отдельных образцах лишайников кокки составили до 60—90% от общего числа выросших бактериальных колоний. Причем преобладали окрашенные формы кокков, что связано, по-видимому, с наличием в них пигментов, защищающих от действия повышенной ультрафиолетовой радиации.

Многие виды кокков были обнаружены и на поверхности высших растений среди прочей эпифитной микрофлоры. Причем оказалось, что кокки способны синтезировать гетероауксин и витамины, стимулирующие рост растений.

Подробное выяснение роли кокковых форм микроорганизмов в жизни почвы и растений — дело будущего.

ПОРЯДОК МИКСОБАКТЕРИИ (MYXOBACTERIALES)

К этому порядку относят грамотрицательных бактерий, вегетативные клетки которых обладают большой гибкостью и способны к скользящему движению в слизи, продуцируемой ими в большом количестве. Клетки имеют палочковидную или веретенообразную форму с острыми концами. Большинство миксобактерий — аэробы, гетеротрофы.

Существенным отличием миксобактерий от истинных бактерий является их способность передвигаться за счет активного сгибания тела (жгутики отсутствуют). Такая особенность строения (эластичная клеточная стенка) свойственна простейшим животным организмам. Другой особенностью миксобактерий является образование плоских стелющихся по поверхности слизистых колоний, образующих выросты — псевдоплазмодий. Многие из них способны к образованию плодовых тел, напоминающих плодовые тела простейших. Эти тела, имеющие причудливую форму, но небольшие размеры (около 7 *мм*), являются разновидностью колониальной формы (рис. 113) и представляют собой стадию образования цист.

Систематическое положение миксобактерий до сих пор вызывает споры. Одни специалисты их считают родственными сине-зеленым водорослям, другие — простейшим.

Как бы ни обстояло дело с таксономией, но та группа микроорганизмов со скользящим движением, которая образует плодовые тела, в цикле своего развития претерпевает смену форм, сходную со сменой форм у простейших: стадии роения и образования цист. На стадии псевдоплазмодия миксобактерии размножаются путем поперечного деления, выделяя обильную слизь, в которой живут и перемещаются. Эта стадия продолжается 1—7 дней, после чего палочки начинают образовывать скопления, растущие над поверхностью субстрата. У некоторых видов палочки передвигаются в верхней части этих сложных структур. Там палочки укорачиваются, переходя в состояние покоящихся клеток. У миксококков они, например, становятся овальными, окрашиваются в темный цвет, приобретают толстые оболочки и становятся похожими на хламидоспоры (микроцисты) (рис. 114). При увлажнении покоящиеся вегетативные клетки прорастают и снова переходят к стадии псевдоплазмодия.

Истинные миксобактерии, образующие плодовые тела, представлены в природе следую-

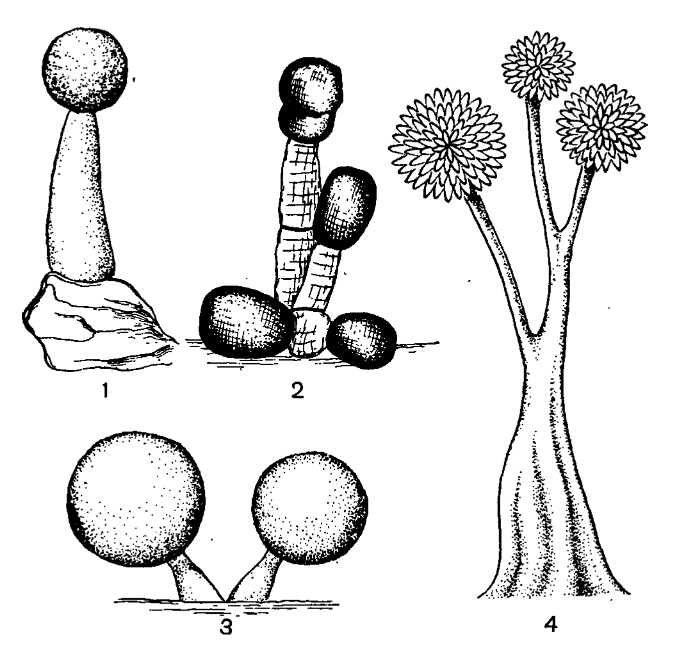


Рис. 113. Плодовые тела некоторых миксобактерий:

1 — Myxococcus stipitatus (высота колонии 0,1 *мм*); *2* — Podangium erectum (высота 50 *мкм*); *3* — Myxococcus fulvus (высота 150 *мкм*); *4* — Chondromyces sp. (высота 0,5 *мм*).

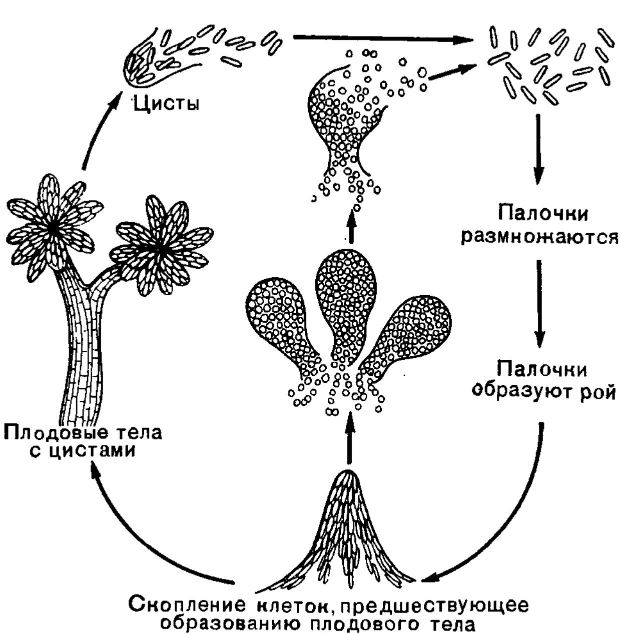


Рис. 114. Цикл развития миксобактерий из рода Chondromyces (по Шлегелю, 1972).

щими родами: миксококкус (Myxococcus), сорангиум (Sorangium), хондромицес (Chondromyces), хондрококкус (Chondrococcus), архангиум (Archangium), полиангиум (Polyangium), мелитангиум (Melittangium), подангиум (Podangium), стелангиум (Stelangium), синангиум (Synangium), ангиококкус (Angiococcus) (рис. 113).

По способности к скользящему движению, форме клеток с миксобактериями сходны два рода целлюлозоразлагающих бактерий — цитофага (Cytophaga) и спороцитофага (Sporocytophaga). Эти бактерии не образуют плодовых тел. Веретенообразные вегетативные клетки Sporocytophaga могут переходить в кокковидные микроцисты.

По ряду признаков подобны миксобактериям флексибактерии — обитатели пресной и морской воды. Клетки представителей рода Flexibacter имеют вид длинных гибких нитей толщиной менее 1 *мкм*, способных к скользящему движению.

Миксобактерии в природе играют очень важную роль. Многие представители этой группы активно разрушают мертвые растительные остатки (целлюлозу) и соединения, содержащиеся в наружных покровах насекомых и ракообразных (хитин), превращая их в вещества, пригодные для питания растений.

Многие плодоносящие бактерии способны к внеклеточному паразитизму. Не проникая внутрь клеток жертв других бактерий и некоторых высших грибов, они вызывают их разрушение (лизис), используя освобождающиеся при этом вещества как пищу. Известны также случаи паразитизма флексибактерий на водорослях.

ПОРЯДОК СПИРОХЕТЫ (SPIROCHAETALES)

Спирохеты представляют группу бактерий, обладающих уникальной морфологией и способом движения. Клетки спирохет очень тонки (0,1—0,6 *мкм*), но их длина достигает 500 *мкм*. У клеток спирохет имеются три основные структуры: протоплазматичный цилиндр (собственно тело клетки), аксиальная (опорная) нить и трехслойная наружная оболочка. Клетки извиты, как у спирали, но обладают необычной гибкостью (рис. 115). Они способны изгибаться и сокращаться, перемещаясь винтообразно через полужидкие среды (рис. 116).

Спирохеты отличаются от других прокариотов по ряду признаков: ни один из представителей этой группы не ветвится, не образует слизистых масс, не имеет спор, включений, пигментов; размножаются клетки спирохет поперечным делением.

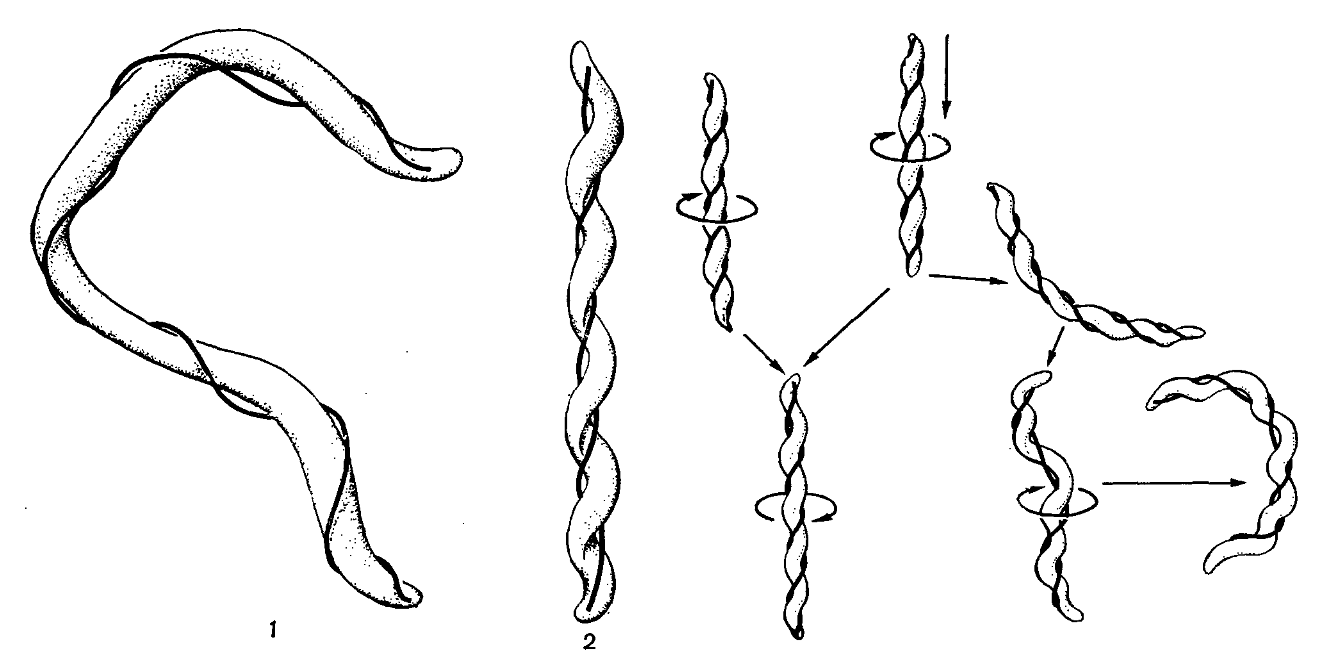


Рис. 115. Схема возникновения извитости клетки спирохеты за счет аксиальной нити (2). Аксиальная нить сокращена (1).

Рис. 116. Схема механизма движения спирохет.

Порядок спирохет делится на два семейства: спирохеты (Spirochaetaceae), объединяющее гигантские организмы (длина клеток до 30—500 *мкм*), и трепонемы (Treponemataceae), включающие более мелкие формы (4—16 *мкм*). Среди последних есть аэробные — лептоспира (Leptospira) — и анаэробные — трепонема (Treponema) и боррелия (Borrelia).

Многие представители спирохет живут как сапрофиты в пресных и соленых озерах, особенно в донных отложениях и гниющем иле. Среди этой группы бактерий многие виды являются возбудителями опасных заболеваний человека — сифилиса, инфекционной желтухи, возвратного тифа (боррелиозы). Они могут попадать в организм с водой или пищей.

ПОРЯДОК МИКОПЛАЗМЫ (MYCOPLASMATALES)

Бактериальным клеткам свойственна определенная форма, придаваемая им жесткими (ригидными) клеточными стенками. Тем не менее широко распространена группа микроорганизмов, не имеющая клеточных стенок, вследствие чего они отличаются сильно выраженным плеоморфизмом (непостоянством морфологии клеток). Каждая колония состоит из клеток и частиц разной величины — кокков, нитей, розеток (рис. 117).

Первоначально эта группа микроорганизмов была описана как «микроорганизмы группы PPLO» (от англ. pleuropneumonia-like-organisms) — возбудителей плевропневмонии крупного рогатого скота. Сходны с микоплазмами и *L*-формы бактерий, возникающие независимо от среды (спонтанно) либо под влиянием антибиотиков, аминокислот. Данные *L*-формы лабильные, т. е. на средах без этих веществ (пенициллина) вновь появляются нормальные клетки бактерий. Иногда *L*-формы становятся стабильными. В этом случае они неотличимы от микоплазм по морфологии, но обладают иным соотношением пар азотистых оснований по сравнению с истинными бактериями (% ГЦ — 23—39).

Порядок Mycoplasmatales имеет два семейства: микоплазмовые (Mycoplasmataceae) и ахолеплазмовые (Acholeplasmataceae). Представители этих семейств различаются по потребности в стерине. Стеринзависимые организмы относят к семейству Mycoplasmataceae, не нуждающиеся в стерине — к семейству Acholeplasmataceae.

Недавно описан новый род термофильных кислотоустойчивых микоплазм — Thermomycoplasma acidofila. Этот организм выделен из каменного угля, подвергающегося саморазогреванию. Оптимальная температура для его развития равна 59 °С. Он растет в пределах 45—



Рис. 117. Электронная микрофотография Mycoplasma mycoides (по Броку, 1970). Увел. × 20 000.

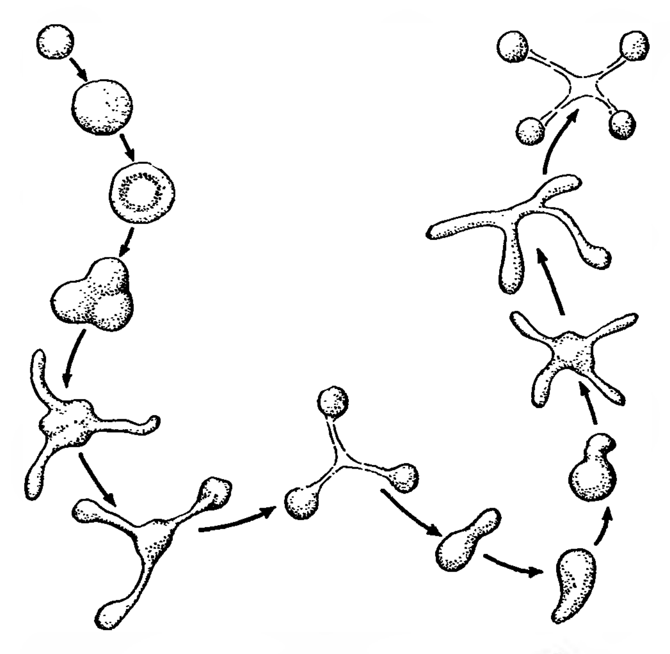


Рис. 118. Схема деления микоплазм в жидкой среде.

62°, но при 37° и 65° не растет. Оптимум pH — 1—2, культура развивается в интервале pH — 0,96—3,5, не растет при pH — 0,5 и очень слабо при pH — 4,0. Отсутствие клеточной стенки, плеоморфизм клеток, способность к почкованию, низкое содержание гуанина и цитозина (ГЦ) в ДНК, ингибирование роста антибиотиком новобиоцином, подавляющим микоплазмы, свидетельствует в пользу принадлежности этого организма к микоплазмам.

Размножение типичных представителей микоплазм (например, M. mycoides) происходит делением надвое путем распада нитей и колец на кокковидные клетки и процесса, сходного с почкованием (рис. 118). Образующиеся при этом мельчайшие клетки являются вообще мельчайшими живыми клетками, известными современной биологии, размером 0,125—0,150 *мкм*. Это значит, что микоплазменные минимальные клетки не только наименьшие среди организмов, имеющих клеточную структуру, но они меньше некоторых крупных вирусов. Эти клетки в 10 раз мельче средней бактерии, в 1000 раз мельче такого простейшего, как амеба. Микоплазменная клетка в 1 млрд. раз легче, чем простейшее ($5 \cdot 10^{-18}$ *г*). Если придерживаться линейных измерений, то следует отметить, что мельчайшая микоплазма по диаметру лишь в 1000 раз больше диаметра атома водорода (0,1 *мкм* больше в 1000 раз 1 ангстрема). Эти клетки соответствуют по размерам теоретически возможным наименьшим живым клеткам, учитывая толщину биологических мембран, комплекса ферментов, которые поддерживали бы 100 крайне необходимых энзиматических реакций. В такой клетке содержится несколько больше 1200 макромолекул белка и около 12 000 000 атомов в сухом веществе.

Микоплазмы встречаются в разных источниках: в почве, сточных водах, загрязненных культурах тканей животных. Микоплазмы являются возбудителями заболеваний растений, домашней птицы, животных и человека (уретрит, плевропневмония и др.). Доказано, что непатогенные виды микоплазм способны существовать в почвах, паразитируя на других микроорганизмах (бактериях, низших грибах), способствуя существованию в природе сложных ассоциаций, описываемых в качестве самостоятельных организмов (Metallogenium, Gallionella и др., аккумулирующие железо и марганец бактерий). Есть сведения в пользу существования сапрофитных форм микоплазм.

ПОРЯДОК РИККЕТСИИ (RICKETTSIALES)

В порядке Rickettsiales, имеющем одно семейство риккетсовые (Rickettsiaceae), объединены типичные представители класса молликуты (Mollicutes), получившие название в честь американского ученого Риккетса, впервые описавшего возбудителей пятнистой лихорадки и сыпного тифа.

Риккетсии (род Rickettsia) представляют собой мелкие грамотрицательные кокковидные или палочковидные клетки, имеющие 1—2 *мкм*

в длину и 0,3—0,7 *мкм* в поперечнике. По тонкому строению они неотличимы от типичных грамотрицательных бактерий. Риккетсии способны запасать энергию в АТФ и обладают цитохромной системой. Один вид культивируется вне клетки на искусственной среде.

Представители рода Rickettsia являются возбудителями многих опасных болезней животных и человека (разные типы лихорадок, сыпной тиф, риккетсиозная оспа). Естественными очагами резервации и переносчиками риккетсий являются членистоногие (клещи, пухоеды, блохи, вши).

Представителями другого родственного рода коксиэлла (Coxiella) переносятся с пылью, молоком, сохраняя при этом жизнеспособность.

ПОРЯДОК ХЛАМИДИИ (CHLAMYDIALES)

Порядок Chlamydiales объединяет одно семейство хламидиевые (Chlamydiaceae) и один род хламидии (Chlamydia).

Хламидии являются типичными облигатными внутриклеточными энергетическими паразитами. В отличие от риккетсий они, будучи анаэробами, не обладают цитохромами, не способны генерировать АТФ (используют энергодающие соединения АТФ, НАД в клетках хозяина). Экстрацеллюлярное культивирование хламидий в отличие от риккетсий невозможно. Они отличаются также способом размножения и сложным циклом развития. Внутри цитоплазматической вакуоли клетки хозяина вначале развиваются крупные вегетативные клетки со слабыми, неригидными клеточными стенками. Эти клетки размножаются делением, но не являются инфекционными. Дочерние организмы формируются путем постепенной конденсации с образованием мелких инфекционных форм с ригидной клеточной стенкой. Они освобождаются после разрыва мембраны клетки хозяина. Обе указанные формы сильно различаются между собой по ряду признаков (в частности, по соотношению ДНК и РНК).

ЭКОЛОГИЯ БАКТЕРИЙ

Микроорганизмы распространены повсеместно. Весь земной шар «укутан» в живую пленку, большая доля в которой приходится на микробы. Нет места на нашей планете, где бы не было микроорганизмов. Исключения составляют лишь кратеры действующих вулканов и небольшие площадки в эпицентрах взорванных атомных бомб. Ни сверхнизкие температуры Антарктики, ни кипящие струи гейзеров, ни насыщенные растворы солей в соляных бассейнах, ни сильная инсоляция горных вершин, ни резкие колебания кислотности среды, ни многое другое не мешают существованию и развитию микрофлоры в природных субстратах, правда, в каждом случае разной по составу. Все живые существа — растения, животные и люди — постоянно взаимодействуют с микробами, являясь часто не только их хранилищами, но и распространителями. Горные породы, вода, иловые осадки и почвы также довольно плотно заселены микроорганизмами. Иначе говоря, микроорганизмы — это типичные обитатели — аборигены нашей планеты. Более того, они являются ее первопоселенцами, активно осваивающими самые неподатливые природные субстраты.

Расселением, изучением структуры и функций особей и сообществ организмов в природной обстановке занята специальная отрасль биологии — экология. Исследование микробного мира находится в сфере экологии микроорганизмов. Основная суть этой науки улавливается даже из самого термина «экология» (от греч. «ойкос» — дом, местообитание). Поэтому экологические исследования микроорганизмов проводятся в «их доме». Ни на каком ином уровне, изучая наследственные свойства микробов, химический состав и тонкое строение клетки, нельзя получить тех сведений, которые добываются при экологических исследованиях.

СРЕДЫ ОБИТАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

ОРГАНЫ И ТКАНИ ВЫСШИХ ОРГАНИЗМОВ

Одной из природных сред обитания микробов являются организмы животных и человека. Прежде всего микробы заселяют кожные покровы, составляя нормальную микрофлору кожи. Кишечник человека также заселен микроорганизмами, не вызывающими заболеваний. Особенно благотворную роль играют молочнокислые бактерии. Мирные взаимоотношения часто нарушаются. Неопасный для человека (и животных) эпибионт (проживающий на поверхности другого организма) проникает в ткани (через раны, царапины), вызывая нагноения. Это свойственно многим неспороносным бактериям, в том числе псевдомонадам.

Совершенно иным субстратом оказывается больной организм человека и животных. Некоторые или многие защитные механизмы и барьеры нарушены, и ослабленный организм становится подобием питательной среды, где развиваются патогенные микробы. Они поражают ткани и органы человека и животных. Даже краткий перечень болезней, вызываемых микробами, заставит любого содрогнуться. Очень мелкие бактерии — риккетсии, внутриклеточные паразиты — возбудители сыпного тифа. В кровяном русле развиваются пасте-

реллы — возбудители чумы. Холера вызывается вибрионом, поселяющимся в кишечнике. Туда же попадают и развиваются сальмонеллы, приводящие к развитию тяжелых заболеваний типа брюшного тифа. Эпидемический цереброспинальный менингит, опасный своими осложнениями, вызывается мелкими кокками из рода Neisseria — организмами в высшей степени адаптированными к паразитическому образу жизни. Многие кокки являются возбудителями пневмонии, вызывают повреждение клапанов сердца. Дифтерия (коринебактерии), туберкулез и проказа (микобактерии) и многие другие болезни вызваны развитием микроба-возбудителя в среде его обитания — в клетках, тканях и органах человеческого и животного (многие теплокровные животные болеют сходными болезнями) организмов. Тяжелейшие болезни вызываются спорообразующими бактериями, среди них газовая гангрена (Cl. perfringens), столбняк (Cl. tetani), сибирская язва (Bac. anthracis) и др.

Атака микробов — возбудителей болезней на человеческий или животный организм проходит не всегда успешно и требует завоевания микроорганизмами их среды обитания (многие облигатные паразиты не могут существовать в иных условиях). Организмы и их органы активно защищаются от инфекции. Барьерами, препятствующими колонизации тканей высших организмов, оказываются разные вещества и структуры:

1) кожа защищается от поселения микробов жирными кислотами;

2) слизистая оболочка носа и глаз — лизоцимом (ферментом, разрушающим клеточные стенки бактерий);

3) кровь — фагоцитами и антителами;

4) ткани рыб — протаминами;

5) корни растений — корковым слоем;

6) фрукты — кутикулой и кислотами;

7) деревья — смолами, таннином;

8) ткани растений — фенольными соединениями, гликозидами.

К такой ситуации оказывается приспособленным и микробный мир. Микробы поселяются в организмах промежуточных хозяев. Часто хозяевами являются многие насекомые, нематоды (черви), животные (особенно опасны грызуны), птицы и даже человек (бацилло- и вирусоносители, оставаясь здоровыми, опасны для окружающих). Промежуточные хозяева составляют резервуар (очаг) заболеваний, из которого часто развиваются эпидемии. Например, промежуточными хозяевами, составляющими очаг сибирской язвы, являются свиньи, овцы, крупный рогатый скот. Резервуары чумы связаны с грызунами. Переносчиками микробов — возбудителей болезней наиболее часто бывают членистоногие (клещи, вши, блохи). Сходные заболевания (например, лептоспирозы) передаются через разных хозяев (крысы, собаки, лошади). Есть и другие пути передачи инфекции: ветром и насекомыми на сотни километров, при акклиматизации животных в новых районах и т. п.

То, что характерно для человека и животных, свойственно и растениям. Здесь также имеются мирные сожители — эпифиты — обитатели поверхности организмов. Болезнетворные микробы (фитопатогенные) вызывают заболевания растений, часто массовые (подобие эпидемий).

Исключительный случай взаимоотношения микробов с другими организмами представляют собой многочисленные примеры симбиоза (взаимополезного сожительства) микроорганизмов и высших организмов, стоящих на разных уровнях организации. Иногда даже трудно определить, является высший организм субстратом и микробы размножаются в нем либо, наоборот, высшие организмы паразитируют на микробах. Так, например, клубеньковые бактерии образуют на корнях (чаще бобовых) растений наросты, заселенные бактериями (растение — среда для бактерий). С течением времени бактерии разрушаются в клубеньках и растение использует вещества, запасенные микробами (паразитизм растения на бактериях). Подобных примеров можно привести много. В пищеварительном тракте насекомых (лучше изучены муравьи и термиты) имеется свой неповторимый ценоз (ассоциация микробных видов), так как эта крошечная «лаборатория» обеспечивает существование замкнутого микробного мирка в специфических условиях. Нормальное развитие некоторых высших организмов невозможно без содружества с микробами. Известно, что жучки-точильщики (разрушают мебель, древесину) способны питаться древесиной, благодаря тому что целлюлоза перерабатывается в кишечнике их сожителями — бактериями. Питание жвачных животных теснейшим образом связано с активной деятельностью сообщества строгих анаэробов — бактерий в рубце (отделе желудка), где они участвуют в переработке растительных кормов. Клещи, питающиеся кровью высших животных, имеют в своем теле специальный орган, переполненный симбиотическими бактериями, призванными переваривать кровь. Подобными органами обладают все сосущие соки растений насекомые (цикадки). Они имеют в своем теле до пяти разных симбиотических микробов. Удаление симбиотических бактерий может привести к гибели высший организм, так как нарушается обеспечение разными источниками пищи. Так, например, обыкновенный желтый

таракан имеет симбиотические дрожжи, которые помогают ему усваивать минеральную серу. Как правило, симбиоз основывается на различиях в обмене веществ обоих компонентов.

АБИОГЕННЫЕ СУБСТРАТЫ

Главными средами обитания и резервуарами микроорганизмов в природе являются прежде всего почвы, придонные и прибрежные илы водоемов, вода рек, озер и океанов.

Наименьшая плотность заселения микробами характерна для океанических вод. Сюда со стоком рек постоянно вливаются струи, обогащенные микробами и органическим веществом, которые переносятся и распыляются течениями. Мировой океан, занимающий большую часть поверхности планеты, является собирателем и хранителем огромной микробной биомассы. Океанская толща воды играет роль скорее транспортного субстрата, места переживания, чем места активной деятельности микробов. Примером типичного транспортного субстрата может быть воздух. В СССР большие работы в области морской микробиологии проведены А. Е. Криссом.

Вода мелких пресных водоемов (озер) имеет слоистую структуру. Для озер характерны сезонные и периодические процессы. Большое значение для формирования микробных ассоциаций имеют придонные иловые отложения. В то же время прибрежные зоны сходны с почвой. Содержание микроорганизмов в воде пресных водоемов ниже, чем в почвах и илах, но достаточно высоко (1,4 млн. клеток в 1 *см*³ воды и более). При анализе качественного состава микрофлоры обнаружены представители всех основных физиологических групп микроорганизмов, обеспечивающих круговорот азота, углерода, фосфора и других элементов. В озерной воде отмечается четкое вертикальное распределение бактерий. Максимальное количество бактерий отмечается в летний период, причем в некоторых озерах на значительной глубине (10 *м*), где было наибольшее количество отмерших водорослей.

Резко отличную картину, характеризующуюся более высокой стабильностью, можно наблюдать в донных иловых отложениях. Главный отличительный их признак — микрослоистость сложения. Это явление связано с тем, что в результате сезонных процессов распределение микроорганизмов происходит неравномерно. Формирование ила при участии микробов идет в тончайших слоях, измеряемых долями миллиметра. В толще, равной всего 1—2 *мм*, можно обнаружить 6—8 слоев, различающихся составом микрофлоры и физико-химическими условиями. Среди микробного населения илов преимущественное развитие имеют гетеротрофные организмы, аккумулирующие железо и марганец; микоплазмы, стебельковые и почкующиеся бактерии. Ценнейшие исследования по микрофлоре воды и илов проведены в нашей стране широко известными учеными Б. В. Перфильевым и С. Н. Кузнецовым.

Субстратами, резко отличными от илов, где слои обитания микробов по крупицам «лепятся» осадками из толщи воды, являются горные породы, частично выветренные (рухляки), породы из шахт, выброшенные при добыче руд, сами стенки штолен и естественные разломы земной коры. Все это — своеобразная среда обитания микрофлоры, арена деятельности преимущественно хемотрофных и миксотрофных бактерий, добывающих энергию при окислении неорганических веществ (соединений железа, марганца, серы). Содержание сапрофитных бактерий в горных породах невелико, около 2—3 тыс. клеток в 1 *г* субстрата. В нефтеносных породах даже на глубине 500 и 700 *м* насчитывается 30—100 млн. клеток в 1 *г* породы. Глубинные воды практически лишены микроорганизмов (3—300 клеток). Микрофлора горных пород активно участвует в их выветривании (разрушении) за счет продуктов жизнедеятельности, в том числе серной и других кислот. Легко догадаться, что такие вещества, как торф, бурый и каменный уголь, содержащие лигнин и гумусовые кислоты, также являются пригодными для микробов субстратами. Нефть и углеводороды успешно осваиваются микроорганизмами. Именно с этими процессами связаны надежды (и уже реальные успехи) современного человечества на получение промышленным путем микробной массы (белка) из нефтяных продуктов для использования в качестве корма и пищи. Микробы способны окислять сульфидные руды, выщелачивая серу и повышая содержание металла в них (в первую очередь цветных и редких металлов). Эти процессы лежат в основе активно развивающейся отрасли промышленности — гидрометаллургии, осваивающей с помощью микробов бедные и труднoперерабатываемые руды.

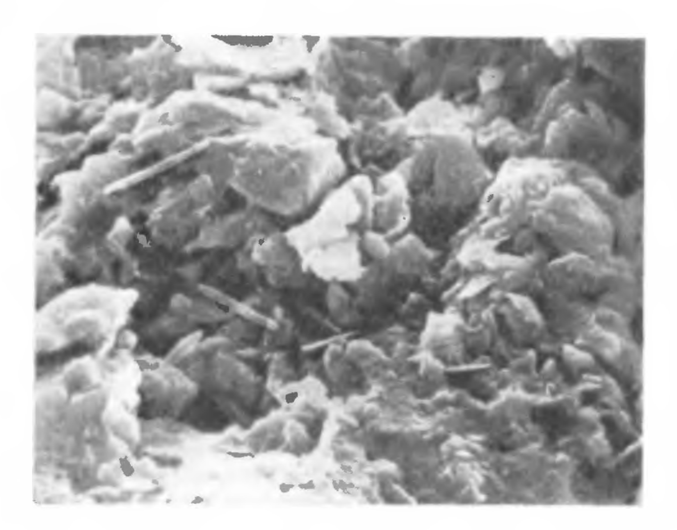
ПОЧВА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ МИКРОБОВ

Особое место среди природных сред обитания микроорганизмов занимает почва. Это чрезвычайно гетерогенный (разнородный) по структуре субстрат, имеющий микромозаичное строение. Почва представляет собой совокупность множества очень мелких (от долей миллиметра до 3—5 *мм*) агрегатов (шероховатых гранул, иногда объединенных в группы), пронизанных порами, омываемых почвенным раствором, протекающим по капиллярам.





Рис. 119. Микроструктура почвы. Видны гранулы и очаги. Фото в световом микроскопе: 1 — увел. × 20; 2 — увел. × 60.



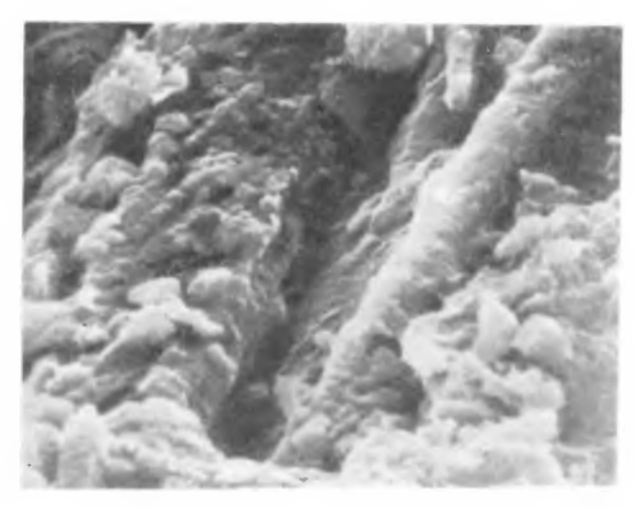


Рис. 120. Микроструктура микробных очагов (фото в сканирующем электронном микроскопе). Увел. × 1600.

Эта структура хорошо видна в световом микроскопе (рис. 119); «микропещеры» и туннели—капилляры — могут быть рассмотрены в сканирующем электронном микроскопе (рис. 120).

Остатки растений и животных, гумусовые вещества — органический элемент почвы — распределены в ней не равномерно, а сосредоточены в отдельных микроочагах, часто устилая пленкой почвенные гранулы, создавая зоны, где протекает бурная, но непродолжительная деятельность микробных сообществ, заселяющих эти участки.

На поверхности почвенных частиц микроорганизмы располагаются небольшими микроколониями (по 20—100 клеток в каждой). Часто они развиваются в толще сгустков органического вещества, на живых и отмирающих корнях растений, в тонких капиллярах и внутри комочков.

Природные микроколонии микробов представляют собой размножающиеся в естественной среде популяции, т. е. совокупности родственных между собой особей (клеток) одного вида, расположенных на ограниченном участке природного субстрата. Их развитие начинается с формирования небольших групп клеток. Эти агрегаты клеток (преимущественно бактерий) не бывают хаотическими. Часто они соединены в розетки, спирали и иные организованные группы, образуя первичные микроколонии. Со временем эти первичные микроколонии, расположенные рядом либо разрастающиеся и образующие новые микроскопления, приводят к образованию популяционных колоний, заселяющих в отдельных местах почвенные гранулы (рис. 121).

Диаметр гранул составляет 300—500 *мкм*. Совокупность гранул образует сложную микроструктуру, состоящую из пор и капилляров, заполненных газами (состав их может быть разным) и почвенным раствором. Такой агрегат является простейшим природным очагом обитания микробов — своеобразной «микропланеткой». Диаметры подобных «планеток» 3—

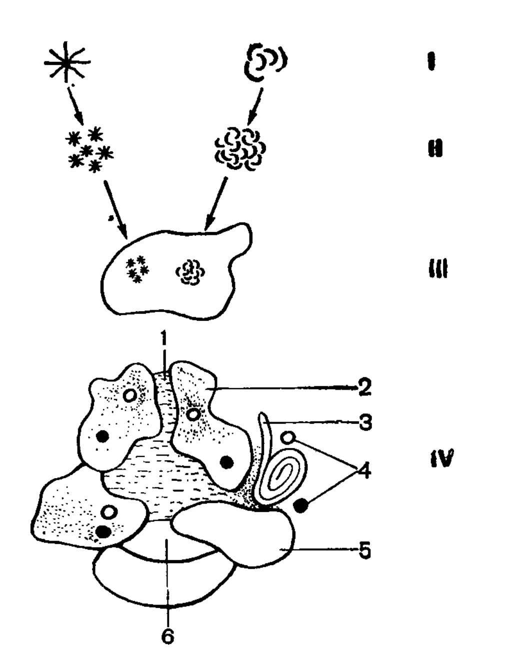


Рис. 121. Схема структуры простейшего микробного ценоза:

I — простейшая микроколония (микроагрегат 5—10 *мкм*); II — популяционная микроколония бактерий (30—50 *мкм*); III — гранула почвы, заселенная популяционными колониями (300—500 *мкм*); IV — микроочаг (общий диаметр 0,5—5 *мм*): *1* — капилляр, заполненный почвенным раствором; *2* — пленка гумусового вещества; *3* — растительный материал; *4* — популяционные колонии микробов; *5* — почвенная минеральная гранула; *6* — пора.

5 *мм* и более. Если в очаге находится источник энергии (доступное для микробов органическое вещество), то такая совокупность (система) может служить примером простейшей микробной ценотической ячейки — устойчивого в течение определенного времени сообщества микроорганизмов. Главным моментом является присутствие энергетического очага, что создает начало пищевой цепи и служит своеобразным «мотором» для деятельности всего сообщества.

В микроучастке, где находится органический материал (концентрат энергии), поселяются микробы, требующие для своего развития высокой концентрации органического вещества, быстро размножающиеся и минерализующие его. Они являются характерными представителями экологической группы макрофитов — требовательных к пище сапрофитов. Сюда относятся грибы, многие спорообразующие и неспорообразующие бактерии и актиномицеты.

После исчерпания источников пищи деятельность этой группы гетеротрофов в очаге замирает и микробы переходят в состояние длительного покоя, близкого к анабиозу, вплоть до нового притока энергии и новой бурной вспышки их активности. Значительная часть биомассы бурно развившихся популяций микроорганизмов лизируется. Арена активной жизни — гранулы почвы — оказываются усеянными спорами, цистами и другими переживающими формами.

В период высокой активности от очага, обогащенного органическим материалом, в окружающие микроучастки диффундируют растворимые органические вещества (в том числе микробные метаболиты). Это ведет к возникновению зоны, содержащей небольшие (часто следовые) количества легко мобилизуемых источников энергии. В этой сфере развивается микрофлора, растущая при низком содержании пищи в среде. Эти организмы представляют другую экологическую группу микрофитов — сапрофитных микробов, растущих при минимальных концентрациях органических веществ в почве и экономно использующих их. Сюда относятся многие неспорообразующие бактерии, в том числе стебельковые и почкующиеся бактерии, часто известные под названием олиготрофов (организмов с умеренными потребностями в пище). На богатых (лабораторных) средах они не растут и часто даже погибают.

При новом поступлении органического вещества в очаг тормозится развитие олиготрофных бактерий и нередко следует за этим лизис клеток. Часто популяции выживают. Завоеванная олиготрофами территория утрачивается ими. В обогащенном источниками пищи очаге вновь активно размножаются требующие высокого уровня питания сапрофиты. Так возникают микропульсации активности микроорганизмов и совершается длящаяся миллионы лет смена микробных сообществ. Исследование этих явлений наряду со многими другими: скоростью размножения микроорганизмов, временем индивидуальной жизни и циклами развития в природных условиях — представляют собой сложнейшие проблемы современной экологии микроорганизмов.

Указанные процессы состоят из фаз различной длительности. Одни фазы длятся дольше (разложение значительных масс органического вещества), имеют сезонный характер (растительный опад осенью). Рядом соседствующие микроочаги могут развиваться в противоположных направлениях (обеднение и обогащение очага), что ведет к проявлению упоминавшейся ранее мозаичности. Поэтому почва всегда оказывается насыщенной разного рода микроорганизмами (находящимися, как правило, в состоянии покоя), готовыми к ответу (росту, использованию субстрата) при попадании в почву источников пищи и энергии. Исследования последних лет, проведенные с применением прямых методов учета микроорганизмов в световом и электронном микроскопах, позволили уточнить количество микроорганизмов в почвах и рассчитать их биомассу. Как оказалось, в 1 $см^3$ сравнительно небогатой дерново-подзо-

листой почвы может содержаться до 20 млрд. клеток. Это составляет около 1% от веса самой почвы. В 30-сантиметровом слое на площади 1 *га* в почвах разных типов содержится от 1,5—2 до 15—40 *т* биомассы. Живой массой микробов с площади 1 *га* можно загрузить целую колонну большегрузных автомашин.

По имеющимся в распоряжении ученых данным, биомасса всех обитающих на суше нашей планеты живых существ составляет от 10^{-12} до 10^{-13} *т* (поверхность суши равна $51 \cdot 10^9$ *га*), в том числе:

1) суммарная биомасса животных организмов (сухой остаток) — $0{,}55 \cdot 10^9$ *т*;
2) суммарная биомасса растений (сухой остаток) — $55 \cdot 10^9$ *т*;
3) суммарная биомасса микроорганизмов (сухой остаток):
   а) тундровые и пустынные почвы — $3{,}06 \cdot 10^9$ *т*;
   б) другие почвы — $71{,}4 \cdot 10^9$ *т*; } $74{,}46 \times 10^9$ *т*;
4) биомасса простейших животных и почвенных водорослей (сухой остаток) — $1{,}5 \cdot 10^9$ *т*.

Как легко убедиться, суммарная биомасса животных и высших растений, обитающих на суше, составляет около $56 \cdot 10^9$ *т*. В то же время суммарная биомасса микроорганизмов, простейших и водорослей равна $76 \cdot 10^9$ *т*. Несмотря на ориентировочность таких расчетов, все же становится очевидным, что биомасса существ, составляющих мир микробов, равна биомассе всех остальных обитателей суши и, возможно, превышает ее. Читатель может сделать некоторые выводы об огромном влиянии, оказываемом на природную среду микроорганизмами.

Сообщества любых организмов, в том числе микроорганизмов, представляют собой не случайные скопления, а организованные объединения популяций, обладающих коллективными функциями и взаимодействием. Такие объединения обладают большой стабильностью, и многие воздействия на среду обитания (вспашка почв, внесение удобрений и др.) не разрушают типичных для данного субстрата ценозов. Сообщества и популяции, их составляющие, обладают рядом особенностей: плотностью (количество особей на единице пространства), адаптивностью (способностью осваивать новые субстраты за счет фонда дремлющих форм, физиологической адаптации активной микрофлоры и др.). Популяции (не только особи!) обладают возрастом, стареют. Микробные ценозы могут быть неполноценными по составу — не содержать некоторых специализированных групп микробов. Важным свойством микробных ассоциаций является их способность к авторегуляции состава и деятельности.

К числу регуляторных механизмов микробных ассоциаций относится характер взаимоотношений между микробными популяциями. Он бывает различным и сложным.

Широко распространены в природе антагонистические взаимоотношения и подавление продуцентами антибиотиков (в первую очередь грибами и актиномицетами) других организмов и изменение кислотности среды в зонах обитания организма при разложении органического вещества.

Антагонизм может быть и более драматическим. Хищники (простейшие) выедают бактерии и водоросли в значительных количествах. Взаимосвязь между хищниками и жертвами оказывается очень прочной: при падении числа особей жертв отмирает часть популяции хищника и, как следствие, возрастает численность клеток жертв, а затем и хищника. Устанавливается своеобразный пульсирующий характер взаимодействия.

Другим примером антагонистических взаимоотношений является паразитизм. В роли паразитов выступают внутриклеточные паразитические бактерии из рода Bdellovibrio и вирусы бактерий — бактериофаги.

Известны многочисленные примеры паразитирования бактерий на мицелии грибов, хищных грибов, активно захватывающих и лизирующих мелких почвенных червей (нематод).

Особым случаем взаимодействия микроорганизмов — крайнее проявление симбиоза — являются лишайники. Они представляют собой ассоциацию из водорослей и грибов. Часто им сопутствуют бактерии. Эти ассоциации очень устойчивы, рассматриваются в специальном разделе, но, по сути дела, являются микробными.

Сложный характер взаимодействия двух и тем более многих компонентов ассоциаций оказывает большое влияние на микробные ценозы, особенно при усилении влияния отдельных групп и последующей смены доминирующих организмов.

Другим источником воздействий на микрофлору почв является сам субстрат. Хорошо известны явления токсичности почв за счет кислой реакции, наличия токсических соединений алюминия и др. Ученые исследуют также явление м и к р о б о с т а з и с а — свойства почвы задерживать рост и развитие обитающих в ней микробов. Механизмы этих процессов не изучены, но, по-видимому, связаны со специфическим влиянием продуктов жизнедеятельности микроорганизмов и веществ, попадающих в почву при отмирании и лизисе клеток. Почва как своеобразное «живое тело» сопротивляется избыточному развитию микроорганизмов, поддерживая их в дремлющем (латентном) состоянии и «разрешая» вспышки фаворитных групп, обеспеченных в краткие промежутки времени пищей и энергией.

РИЗОСФЕРНАЯ МИКРОФЛОРА

Высшие растения, являясь основным источником питательных веществ для преобладающего числа микробного населения почв — гетеротрофов,— оказывают существенное влияние на микробные ценозы.

Зоны, непосредственно примыкающие к корням живых растений, являются областями активного развития микроорганизмов. Это связано прежде всего с выделениями из корней (экзосмосом) органических веществ, синтезированных растениями. Совокупность микроорганизмов, содержащихся в большом количестве в узкой зоне вокруг корней, называют ризосферной микрофлорой, а саму зону — ризосферой. Кроме того, существует представление о ризоплане — непосредственной поверхности корня, заселенной микробами. Ясно, что метаболизм (обмен веществ) корней оказывает большое влияние на почвенную среду, прилегающую к корням. Считают, например, что корни увеличивают кислотность примыкающих к ним микрослоев почвы за счет выделения углекислоты и H^+ ионов. Такие изменения возможны в пределах нескольких миллиметров вокруг корня. Важным источником стимуляции почвенного микронаселения является выделение корнями питательных веществ. Патогенные и симбиотические микроорганизмы привязаны к ним либо способны растворять стенку клеток корня и проникать внутрь цитоплазмы. Экзосмос органических веществ из корней растений обусловлен активными процессами, пассивной диффузией или выделениями из отмирающих клеток.

Молодые корешки обычно покрыты слизистыми чехликами, обильно заселенными микробами.

В продуктах экзосмоса корней обнаружено большое количество различных веществ, в том числе 10 разных сахаров, 23 аминокислоты, 10 витаминов, полисахаридные слизи, органические кислоты и др. Характер выделений зависит от вида и возраста растений. К сожалению, еще нет достаточных сведений о процессах корневого экзосмоса и использования веществ микроорганизмами в условиях природной нестерильной среды.

Сфера воздействия корней на микрофлору в почве определяется лишь приблизительно по увеличению числа микробов по мере приближения к поверхности корня. Большинство групп микроорганизмов обнаруживается в большем числе в ризосфере (Р), чем в окружающей почве (П), что можно выразить отношением: Р/П.

Иллюстрации к этому положению приведены в следующей таблице:

Сравнение числа разных бактерий и актиномицетов в ризосфере пшеницы и в контрольной почве

Организмы	Ризосферная почва	Контрольная почва	Р/П
Бактерии	1200×10^6	53×10^6	23/1
Актиномицеты	46×10^6	7×10^6	7/1
Группы бактерий:			
Аммонификаторы	500×10^6	4×10^6	125/1
Газообразующие анаэробы	39×10^4	3×10^4	13/1
Анаэробы	12×10^6	6×10^6	2/1
Денитрификаторы	126×10^6	1×10^5	1260/1
Аэробные целлюлозоразлагающие	7×10^5	1×10^5	7/1
Анаэробные целлюлозоразлагающие	9×10^3	3×10^3	1/1
Спорообразующие	930×10^3	575×10^3	1/1

Не все бактерии одинаково реагируют на стимулирующее действие корней. Так, грамотрицательные бактерии явно лучше развиваются в ризосфере, чем грамположительные неспорообразующие бактерии. Способность бактерий заселять зону корня связана не только с выделяемым веществом, но и с отношением к физическим факторам, антагонизму. Многие исследователи обнаружили, что бактерии, способные разлагать целлюлозу, растворять фосфаты, использовать белки и сахара, синтезировать витамины и бактериальные полисахариды,— являются типичными обитателями ризосферы. Удается также отметить некоторую корреляцию между таксономическими и физиологическими группами бактерий в ризосфере. Так, например, виды Pseudomonas доминируют в ризосфере, а виды Arthrobacter — в окружающей почве. Представители обоих родов заметно различаются по потребностям в ростовых факторах.

Меньше внимания уделялось актиномицетам, хотя их приуроченность к ризосфере установлена. Возможно, что в этих условиях они образуют активные вещества (антибиотики), угнетающие развитие патогенов на корнях. В этом вопросе остается много неясностей. По видовому составу и особенно физиологии виды актиномицетов, обитающие в ризосфере и в почве, не отличаются.

На ризосферную микрофлору влияют вид, возраст растений и их состояние, положение и характер распределения корней, тип почвы и окружение. Корни растений стимулируют или угнетают микробов в разной степени. Бобовые растения чаще всего стимулируют развитие микробов. В ризосфере клеверов, например, обнаруживается значительно больше микроорганизмов, чем в зоне корней злаков и деревьев. Корневые выделения растений в случае длительного выращивания одних и

тех же культур растений (монокультур) на одних и тех же площадях приводят к так называемому «почвенному утомлению». Такая обстановка в сочетании с монотонным по составу растительным опадом вызывает селекцию отдельных групп и даже видов микроорганизмов и их чрезмерное развитие в почвах. Следствием этого являются стойкие заболевания растений (при развитии патогенных для растений микробов), уносящие урожай. В пределах поверхности одного корешка микрофлора оказывается разной и обилие микроорганизмов нарастает к кончикам корней, где, например, отмечен наибольший экзосмос аминокислот.

Ризосферный эффект увеличивается после прорастания семени и достигает максимума в период цветения и плодоношения растений. Таким образом, возраст и старение растений играет большую роль в формировании и деятельности ризосферной микрофлоры. Представление об этом дано в таблице:

Групповой состав и численность микрофлоры ризосферы пшеницы (число микроорганизмов в тыс. на 1 *г* почвы)
(По Е. Н. Мишустину, 1972)

Фазы развития растений	Бактерии	Из числа бактерий		Актиномицеты	Грибы	Целлюлозные микроорганизмы
		неспороносные	бациллы			
Кущение	300 000	295 000	5000	20	40	100
Колошение	420 000	417 000	3000	55	55	100
Цветение	560 000	546 000	14000	70	70	1000
Созревание	280 000	205 000	75000	45	45	10000

Степень освещенности и температура воздуха также влияют на корневые выделения и, следовательно, на микроорганизмы.

Ризосферный эффект более ярко выражен в песчаных почвах и менее — в гумусных. В пустынных районах ризосфера является, по-видимому, единственной зоной, где активно развивается микрофлора. В любой почве изменения окружающей среды, включая агротехнические мероприятия, оказывают меньшее воздействие на микроорганизмы в ризосфере по сравнению с обитателями почвы. Ризосферная зона представляет собой своеобразную «буферную» систему, препятствующую воздействию среды на микрофлору.

Мероприятия, проводимые человеком, оказывают огромное воздействие на микробные ассоциации. Среди них наиболее существенно применение химических средств борьбы с сорняками (гербициды), всевозможных протравителей семян, минеральных удобрений. Все это в сочетании с разными типами обработки почв (вспашка, орошение, мелиорация) изменяет микробные ценозы, часто стойко и не всегда в благожелательном для хозяйства направлении. В этом плане во всем мире ведется большая исследовательская работа.

Широко распространенное, даже среди некоторой части специалистов, мнение о почве как о подобии питательной среды, которую можно заселить любыми микроорганизмами, глубоко неверно. Колонизация микробами отдельных участков (как было показано, часто очень мелких) может иметь место в течение непродолжительного времени. Затем вступают в действие те или иные регуляторные механизмы, и популяции «пришельцев» оказываются сведенными к минимуму. Настойчивые попытки на протяжении многих лет применить бактеризацию (внесение) почвы микроорганизмами с полезными для растений свойствами (фиксаторов азота, активных минерализаторов фосфорсодержащих веществ) оказались неуспешными.

Колонизация почвы микроорганизмами (в том числе не содержащимися в ассоциациях в данном участке) все же ограниченно возможна, если не лимитируется следующими условиями:

а) наличием пригодного места в данный момент (в реальных микрозонах обитания микроорганизмов, а не вообще в почве);

б) присутствием в достаточном количестве субстрата, обеспечивающего длительное развитие данного организма;

в) способностью использовать многие источники энергии и пищи в экосистеме, и причем более эффективно, чем аборигенная микрофлора;

г) высокой толерантностью (выносливостью) попадающего организма к микроэкологическим факторам — колебаниям pH и температуры, осмотическому давлению, содержанию кислорода, окислительно-восстановительному потенциалу, влажности и другим, обеспечивающим вегетативный рост;

д) наличием механизмов активного воздействия на другие организмы — образованием физиологически активных метаболитов, способностью к антагонизму и устойчивостью к продуктам жизнедеятельности других организмов.

Несоблюдение указанных условий и даже некоторых из них делает невозможным активное поселение микроорганизмов в почве. Более того, как уже отмечалось, входящие в состав ценоза микробы при отсутствии возможностей приспособиться к изменившимся условиям среды выпадают из активного участия в деятельности ценоза, переходя в переживающее состояние.

Каждый вид микроорганизма способен расти, развиваться и размножаться в рамках внешних

условий, которые отражают их уровень толерантности или экологическую амплитуду. Эти рамки определены критическими величинами факторов. Отдельные организмы способны существовать при крайних (экстремальных) значениях факторов среды и часто становятся узкоспециализированными — облигатными (обязательными) по отношению к уровню действующего фактора. Таковыми являются облигатные галофилы (род Halobacterium), растущие в насыщенных растворах солей, многие облигатные термофилы, глубоководные барофильные бактерии (устойчивые к высокому давлению), выдерживающие давление 1400 *атм*, облигатные анаэробы, погибающие при незначительных примесях кислорода в атмосфере (род Selenomonas и др.). Ряд бактерий и грибов способны размножаться при 0 °С, если водный раствор не замерзает (растворы солей, в отличие от чистой воды, замерзают при более низкой температуре).

Имеются многочисленные примеры исключительности микробного мира в целом по отношению к факторам среды в экстремальном (крайнем) выражении. Так, например, опасным температурным пределом для животных, включая простейших, является 50 °С, максимум для грибов 56—60 °С. Сине-зеленые водоросли (род Synechococcus) активны в горячих источниках при 73—75 °С, а некоторые флексибактерии активно размножаются в горячих гейзерах (90 °С). Зона толерантности микробного мира поистине грандиозна, ее границы часто находятся на предельных значениях отдельных факторов. Эта особенность микроорганизмов обеспечивает им практически беспредельное развитие на нашей планете.

Большинство же микроорганизмов ограничено более узкими рамками, и их развитие либо задерживается, либо в результате воздействия отдельных факторов наступает гибель и разрушение клеток. Большую роль в выживаемости микроорганизмов в условиях, которые могут оказаться губительными, играют «факторы компенсации». Так, например, температурный барьер преодолевается микробами, не приспособленными к этому, при наличии питательных элементов. Термофильная бактерия Bacillus stearothermophilus развивается при низкой температуре при наличии в среде ростовых факторов. Arthrobacter globiformis толерантен к высокой и низкой температуре в присутствии солей (NaCl). Низкая температура придает Bacillus stearothermophilus нечувствительность к токсинам, не мешая ее росту.

Нет практически ни одного вещества (в первую очередь содержащего углерод), которое не могло бы быть разложено микроорганизмами. Самые устойчивые соединения — асфальты, битумы и новые синтезированные химическим путем соединения, не встречающиеся в природе, также атакуются микробами.

Все изложенные выше сведения, составляющие лишь фрагменты того, что известно современной микробиологии, дают основание самому читателю сделать вывод об огромной и исключительной роли микроорганизмов в круговороте веществ в природе.

ФОТОТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ

Еще в середине прошлого века стали известны бактерии, имеющие в массе красный или зеленый цвет. Соответственно такой окраске они получили названия «пурпурные бактерии» и «зеленые бактерии». Дальнейшие исследования показали, что эти микроорганизмы содержат пигменты, похожие на хлорофиллы растений. Кроме того, было отмечено, что рост их зависит от наличия света или стимулируется в его присутствии. Поэтому неоднократно высказывалось предположение о способности пурпурных и зеленых бактерий к фотосинтезу. Окончательно это доказал Ван-Ниль, основная работа которого была опубликована в 1931 г. С этого момента начинается новый этап в изучении пурпурных и зеленых бактерий. Открытие бактериального фотосинтеза имело также большое значение для понимания сущности этого процесса у растений, поскольку наряду с некоторыми особенностями он характеризуется общими закономерностями.

В настоящее время фототрофные бактерии широко используют для исследования фотосинтеза в различных аспектах, особенно начальных стадий, поскольку они удобны для изучения этого сложного вопроса. Кроме того, пурпурные и зеленые бактерии интересны для выяснения организации фотосинтезирующего аппарата, путей биосинтеза пигментов, метаболизма углерода, эволюции фотосинтеза и фотосинтезирующих форм. Привлекают они к себе внимание и в связи с другими биологическими проблемами, в частности фиксацией молекулярного азота, а также круговоротом углерода и серы в природе. Сделаны первые шаги для практического использования фототрофных бактерий при очистке сточных вод и для получения дешевого корма.

Фототрофные, или фотосинтезирующие, бактерии — типично водные микроорганизмы, распространенные в пресных и соленых водоемах. Особенно часто они встречаются в местах, где есть сероводород, как в мелководье, так и на значительной глубине. В почве фототрофных бактерий мало, но при затоплении ее водой они могут расти весьма интенсивно. Развитие фототрофных бактерий нередко легко обнаружить, не прибегая к постановке накопительных культур и микроскопическим исследованиям, так как многие из них способны образовывать ярко окрашенные пленки, а также обрастать подводные предметы. Такие макроскопические скопления наблюдаются в серных источниках, лиманах, бухтах, озерах и прудах. Иногда в результате массового развития фототрофных бактерий меняется даже цвет всей воды в водоеме или отдельные ее слои становятся окрашенными. Последнее явление довольно часто имеет место в некоторых озерах, содержащих в придонных слоях сероводород.

По всем данным пурпурные и зеленые бактерии — наиболее древние фотосинтезирующие организмы, существующие в настоящее время. Из других фототрофов к ним близки по организации сине-зеленые водоросли, которые в последнее время часто называют сине-зелеными бактериями или цианобактериями, поскольку они относятся к прокариотам. Предлагается даже ввести следующие названия: Rhodobacteria (пурпурные бактерии), Chlorobacteria (зеленые бактерии) и Cyanobacteria (сине-зеленые бактерии). Однако только пур-

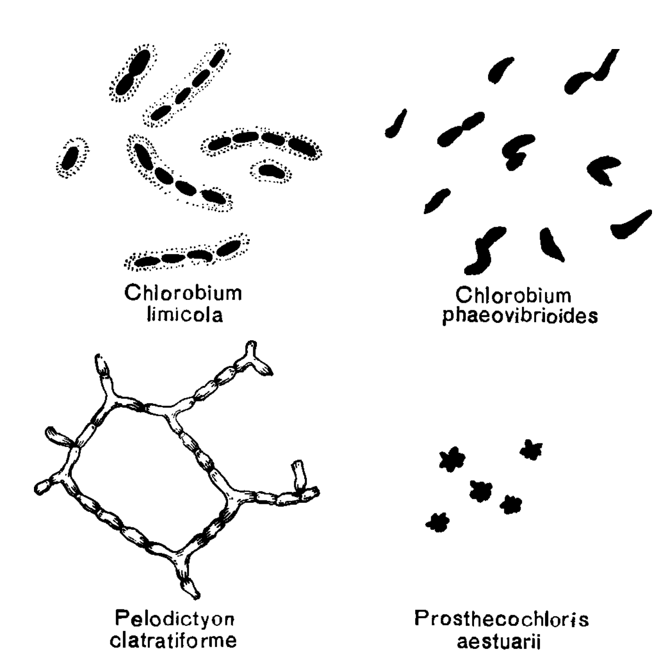


Рис. 122. Морфология разных представителей пурпурных бактерий.

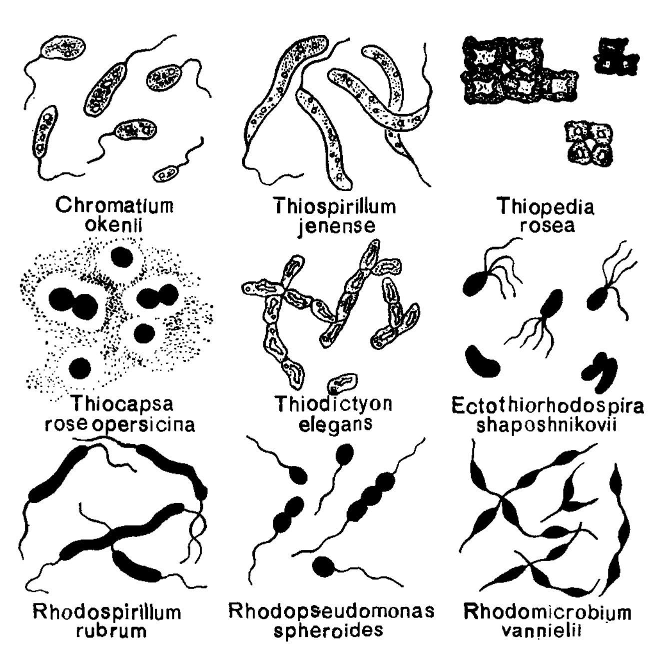


Рис. 123. Морфология разных представителей пурпурных и зеленых серобактерий.

пурные и зеленые бактерии осуществляют фотосинтез без выделения кислорода. Кроме того, они отличаются от остальных фотосинтезирующих форм, в том числе и от сине-зеленых водорослей, составом хлорофиллов и других пигментов.

МОРФОЛОГИЯ, СТРОЕНИЕ КЛЕТОК И СИСТЕМАТИКА

Всего сейчас описано около пятидесяти видов пурпурных и зеленых бактерий. Многие из них выделены в виде чистых культур, или монокультур. В морфологическом отношении фототрофные бактерии проявляют значительное разнообразие. Среди них есть сферические, палочковидные и извитые формы, а также организмы, клетки которых имеют выросты (рис. 122, 123, 124). Некоторые фототрофные бактерии, особенно часто в природных условиях, образуют различные, иногда весьма характерные скопления (агрегаты) клеток в виде цепочек и пластинок, нередко заключенных в слизь. Размеры фототрофных бактерий также весьма различные, от 1—2 *мкм* в диаметре до 50 *мкм* и более в длину. Наиболее крупные формы встречаются среди пурпурных серобактерий. К ним относятся такие организмы, как Chromatium okenii и Thiospirillum jenense. Есть подвижные и неподвижные виды. У большинства движение обусловлено наличием одного или нескольких жгутиков, расположенных полярно. Лишь у одного вида пурпурных бактерий (Rhodomicrobium vannielii) жгутикование перитрихиальное. Подвижные пурпурные бактерии способны к фототаксису, аэротаксису и хемотаксису, т. е. к движению, вызванному светом, кислородом или некоторыми химическими соединениями. В зависимости от направления движения эти реакции могут быть положительными или отрицательными. Большинство фототрофных бактерий размножается бинарным делением. Но для некоторых видов пурпурных бактерий (Rhodomicrobium vannielii, Rhodopseudomonas palustris, Rh. viridis, Rh. acidophila) характерно почкование. Эндоспор фототрофные бактерии не образуют. По Граму красятся отрицательно.

При изучении строения этих микроорганизмов на ультратонких срезах с помощью электронной микроскопии обычно легко обнаружить в клетках нуклеоид. Кроме того, они содержат развитую систему мембран, некоторые из них выполняют функцию фотосинтезирующего аппарата. У разных видов эти образования, называемые хроматофорами или тилакоидами, неодинаковы и могут иметь форму пузырьков, трубочек или пластинок, иногда правильных стопок (рис. 125, 126, 127). Для пурпурных бактерий показано, что хроматофоры возникают в результате разрастания внутрь клеток цитоплазматической мембраны и бывают с ней связаны. В отношении происхождения фотосинтезирующего аппарата зеленых бактерий столь четких данных нет. Образование и отчасти

форма фотосинтезирующих структур зависят от условий роста бактерий, в первую очередь от наличия света и кислорода. В клетках некоторых пурпурных и зеленых бактерий (Thiodictyon, Amoebobacter, Thiopedia, Pelodictyon) имеются газовые вакуоли, иначе называемые аэросомами. Предполагают, что они помогают микроорганизмам находиться во взвешенном состоянии. Фототрофные бактерии могут накапливать полифосфаты, образующие особые гранулы. Кроме того, в клетках пурпурных бактерий часто обнаруживаются гранулы, состоящие из поли-β-оксимасляной кислоты, которая является запасным продуктом. При соответствующей окраске можно обнаружить также накопление запасных полисахаридов. Большинство пурпурных серобактерий способно откладывать в клетках серу в виде одной или нескольких капель.

Согласно новой классификации, пурпурные и зеленые бактерии объединяются в порядок Rhodospirillales, включающий два подпорядка: Rhodospirillineae и Chlorobiineae. Первый из них представляет пурпурных, а второй зеленых бактерий. Такое подразделение основано на определенных различиях в составе хлорофиллов, образуемых этими микроорганизмами, и коррелирует с другими их свойствами. Подпорядок Rhodospirillineae состоит из двух семейств: Rhodospirillaceae и Chromatiaceae. Семейство Rhodospirillaceae объединяет микроорганизмы, широко известные под названием несерных пурпурных бактерий, а семейство Chromatiaceae — микроорганизмы, называемые пурпурными серными бактериями или пурпурными серобактериями. Это деление основано на некоторых различиях их физиологических свойств, в первую очередь на отношении к сероводороду.

Подпорядок Chlorobiineae представлен пока одним семейством — Chlorobiaceae. Эти микроорганизмы обычно называют зелеными серными бактериями или зелеными серобактериями. Подобно пурпурным серобактериям все представители данного семейства способны окислять сероводород. Лишь недавно выделены зеленые бактерии (Chloroflexis), для которых потребность в сероводороде и других восстановленных соединениях серы не установлена. Поэтому к семейству Chlorobiaceae их отнести нельзя.

На основании главным образом морфологических признаков каждое из семейств фототрофных бактерий подразделяется на ряд родов. Основы такой классификации были заложены еще в 1888 г. С. Н. Виноградским и с некоторыми изменениями сохранились до настоящего времени.

При определении отдельных видов, кроме морфологии, как правило, изучают состав не толь-

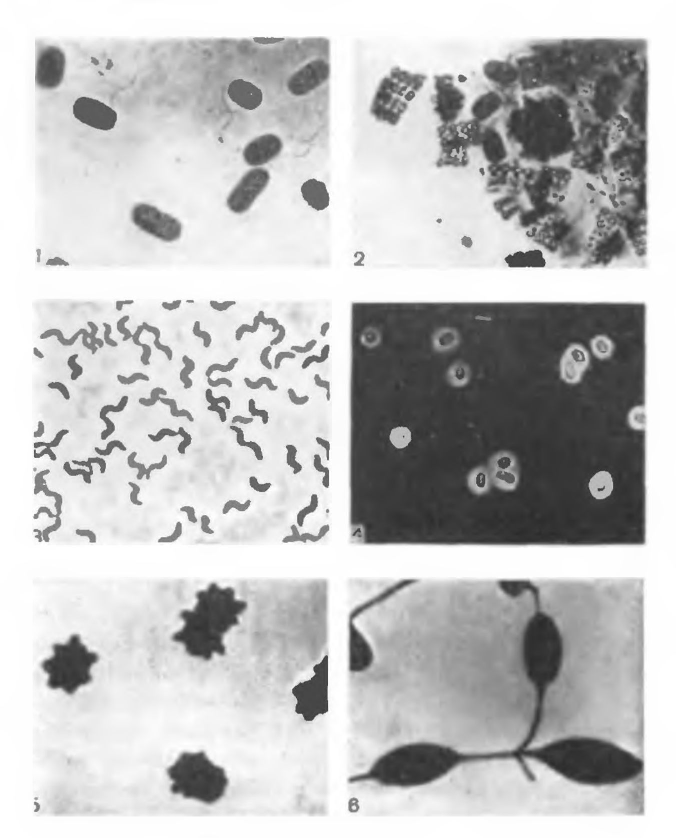


Рис. 124. Микрофотографии разных видов фототрофных бактерий.

Снимки 1 — 4 сделаны в световом микроскопе, а снимки 5 — 6 — в электронном микроскопе.

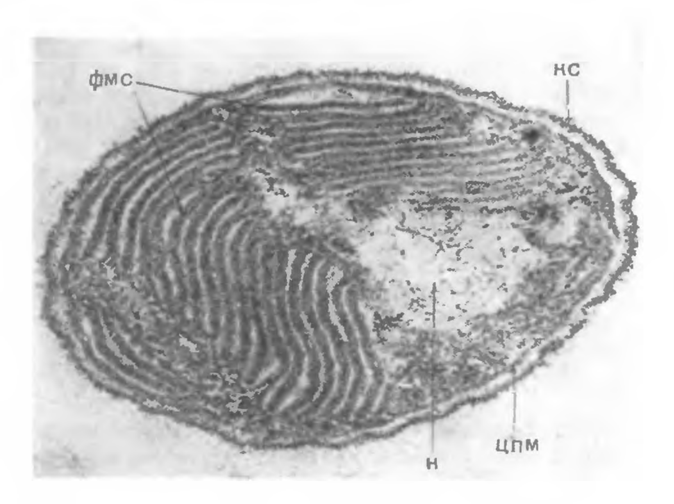


Рис. 125. Ультратонкие срезы клеток Ectothiorhodospira shaposhnikovii.

КС — клеточная стенка, ЦПМ — цитоплазматическая мембрана, Н — нуклеоид, ФМС — фотосинтезирующие мембранные структуры. Увел. × 40 000.

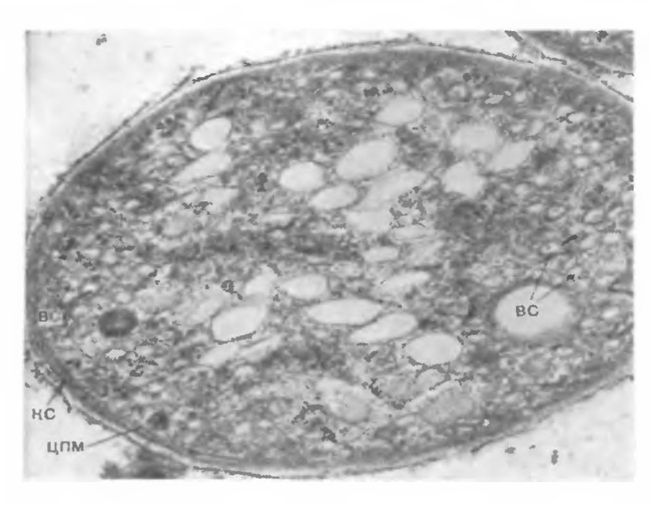


Рис. 126. Ультратонкие срезы клеток Amoebobacter sp.

ВС — везикулярные фотосинтезирующие структуры; *КС* — клеточная стенка; ЦПМ — цитоплазматическая мембрана. Увел. × 40 000.

ко хлорофиллов, но и каротиноидов. Определяют содержание в ДНК гуанина и цитозина (Г+Ц мол. %), исследуют строение фотосинтезирующего аппарата, выясняют наличие в клетках газовых вакуолей, образование капсул, способ размножения и основные физиологические свойства.

Всего сейчас насчитывают 20 родов фототрофных бактерий, представители некоторых, включенные в последние определители, перечисляются ниже.

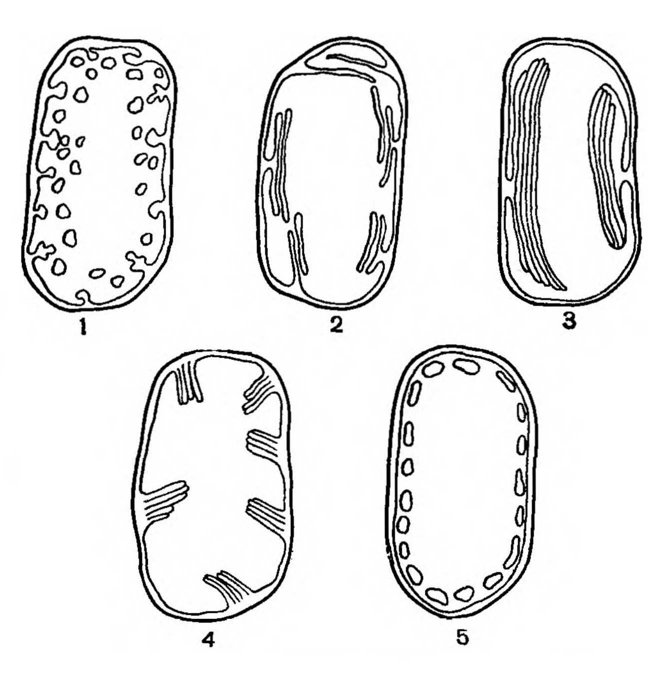


Рис. 127. Типы фотосинтезирующего аппарата у фототрофных бактерий:

1—4 — у пурпурных бактерий, *5* — у зеленых серобактерий.

Семейство Rhodospirillaceae — несерные пурпурные бактерии, состоит из 4 родов и 13 видов.

Род Rhodospirillum включает 5 видов (R. rubrum, R. tenue, R. fulvum, R. molischianum, R. photometricum). Из них наиболее известен вид R. rubrum. Все представители данного рода имеют извитую форму клеток, но размеры их разные. Подвижны.

Род Rhodopseudomonas объединяет пурпурных бактерий, клетки которых имеют палочковидную, овальную или сферическую форму (0,5—1,3 × 1,0—5,0 *мкм*). Описано 6 видов (Rh. palustris, Rh. gelatinosa, Rh. spheroides, Rh. capsulata, Rh. acidophila, Rh. viridis). Все представители подвижны.

Род Rhodomicrobium имеет один вид почкующихся бактерий R. vannielii. Недавно выделены пурпурные бактерии, отнесенные к новому роду — Rhodocyclus; они названы Rh. purpureus.

Семейство Chromatiaceae — пурпурные серобактерии, включает 10 родов и 26 видов. Эти роды следующие: Chromatium, Thiospirillum, Thiocystis, Thiocapsa, Thiopedia, Thiosarcina, Lamprocystis, Thiodictyon, Amoebobacter и Ectothiorhodospira. Наиболее изучены некоторые представители рода Chromatium, которых всего известно 9 (Chr. okenii, Chr. weissei, Chr. warmingii, Chr. buderi, Chr. minus, Chr. violascens, Chr. gracile, Chr. vinosum, Chr. minutissimum).

Эти микроорганизмы имеют овальную или палочковидную форму и образуют жгутики. Отдельные виды различаются между собой размерами и формой клеток, составом каротиноидов и некоторыми физиологическими свойствами. Как уже отмечалось выше, среди них есть очень крупные микроорганизмы, такие, как Chr. okenii (5,0—6,0 × 7,0—15,0 *мкм*), но есть и значительно меньше (Chr. minutissimum).

Интересными формами являются бактерии рода Thiospirillum. Среди этих извитых бактерий также есть очень крупные микроорганизмы. Выделяют три вида (T. jenense, T. sanguineum, T. rosenbergii). Наиболее известен вид T. jenense. Клетки T. jenense могут достигать 40, а иногда и 100 *мкм* в длину. Бактерии подвижны. К подвижным пурпурным серобактериям относятся и представители такого рода, как Thiocystis (T. violacea, T. gelatinosa), имеющие сферическую или овальную форму. Иногда они образуют агрегаты клеток, окруженные слизью. Характерным признаком Thiosarcina (T. rosea) является образование скоплений клеток (от 8 до 64) в виде правильных пакетов. Отдельные клетки сферические. К сферическим формам относятся и представители рода Thiocapsa (T. pfennigii, T. roseopersicina). Эти бактерии неподвижны.

Среди пурпурных серобактерий, образующих газовые вакуоли, подвижность обнаружена только у Lamprocystis (L. roseopersicina), которая имеет сферические или овальные клетки со жгутиками. Бактерии рода Thiodictyon — палочковидные и могут объединяться в сетчатые структуры. Описано два вида (T. elegans и T. bacillosum). Род Thiopedia представлен одним видом (T. rosea). Представители рода Amoebobacter (A. roseus, A. pendens), как и Thiopedia, имеют овальные или сферические клетки. Отличительной чертой этих бактерий является образование больших слизистых капсул. Все перечисленные пурпурные серобактерии при окислении сероводорода или некоторых других восстановленных соединений серы откладывают в клетках серу. В отличие от этого представители рода Ectothiorhodospira (E. mobilis, E. halophila, E. shaposhnikovii) накапливают серу в среде. Все три вида Ectothiorhodospira представляют собой палочки, часто изогнутые (0,7—1,0 × 2,0—5,0 *мкм*), подвижны. Типовым видом является E. mobilis.

Семейство Chlorobiaceae — зеленые серобактерии, насчитывает 5 родов и 9 видов. Наиболее известны представители рода Chlorobium, к которому относят 4 вида и две разновидности (C. limicola, C. limicola forma thiosulfatophilum, C. vibrioforme, C. vibrioforme forma thiosulfatophilum, C. phaeobacteroides, C. phaeovibrioides).

Это неподвижные палочки или вибриоидные формы размером 0,3 — 0,8 × 1,0 — 3,0 *мкм*. Такой организм, как C. limicola, часто образует цепочки клеток. Для зеленых бактерий рода Pelodictyon (P. clathratiforme, P. luteolum) показана способность к образованию агрегатов клеток, которые у P. clathratiforme имеют форму сетчатых структур. Отдельные клетки овальные или палочковидные и способны к ветвлению.

Бактерии, отнесенные к роду Prosthecochloris (P. aestuarii), отличаются тем, что клетки их имеют выросты (простеки), но по физиологическим свойствам похожи на Chlorobium. Наличие длинных выростов характерно также для зеленых бактерий, выделенных в особый род Ancalochloris (A. perfilievii). P. aestuarii и A. perfilievii впервые описаны В. М. Горленко. Последний род зеленых серобактерий представлен мало исследованным организмом Clathrachloris sulfurica, который наблюдали только в природном материале и в накопительных культурах.

Следует также отметить, что к подпорядку Chlorobiineae сейчас относят и такие микроорганизмы, как Chloroflexis. Известно два штамма этих бактерий: F-1 и F-2. Видовые названия еще не даны.

ФИЗИОЛОГИЯ

Большинство пурпурных серобактерий — строгие анаэробы и облигатные фототрофы, т. е. рост их возможен только при освещении. Известно лишь три вида, растущие в присутствии воздуха, причем не только на свету, но и в темноте, хотя и медленно. Это — A. roseus, E. shaposhnikovii и T. roseopersicina. Все несерные пурпурные бактерии также растут в анаэробных условиях, но в основном являются факультативными аэробами. До недавнего времени считали, что рост пурпурных бактерий в темноте возможен лишь в аэробных или микроаэрофильных условиях, так как в отсутствие света они получают энергию в процессе дыхания. Однако недавно установлено, что R. rubrum и ряд представителей Rhodopseudomonas растут в темноте и в строго анаэробных условиях за счет сбраживания некоторых органических субстратов. Такую же возможность, видимо, имеют пурпурные серобактерии E. shaposhnikovii и T. roseopersicina.

Зеленые бактерии — строгие анаэробы и облигатные фототрофы. Исключением являются представители рода Chloroflexis. Они растут только в аэробных условиях, причем и при освещении и в темноте. Однако даже фототрофные бактерии, хорошо растущие в темноте, лучше развиваются при наличии света. В зависимости от организма оптимальные условия освещения для его роста могут быть различны. Одни виды хорошо растут при слабом освещении (100—300 *лк*), другие — при более сильном свете (700—2000 *лк*).

Хотя неоднократно отмечалось развитие фототрофных бактерий в горячих источниках с температурой воды 60—80 °C, ни одного облигатно термофильного вида до сих пор не выделено. Оптимальная температура для роста многих видов этих микроорганизмов в лабораторных условиях — 25—35 °C. Только E. halophila имеет температурный оптимум около 47 °C. В то же время известны пурпурные и зеленые серобактерии (Thiopedia, Lamprocystis, Pelodictyon), хорошо растущие при температуре не выше 20 °C.

Фототрофные бактерии в целом могут расти в достаточно широком интервале значений pH, примерно от 5,0 до 11,0, хотя для отдельных видов и штаммов оптимальное значение pH и зона, в которой возможен их рост, могут существенно различаться. Для многих представителей пурпурных и зеленых бактерий оптимальное значение pH 7,0—7,5. Но известны виды, для которых оптимально значение pH 6,0—6,5. Для Rh. acidophila оно составляет даже 5,8. Напротив, некоторые штаммы E. shaposhnikovii хорошо растут при pH 8,5—

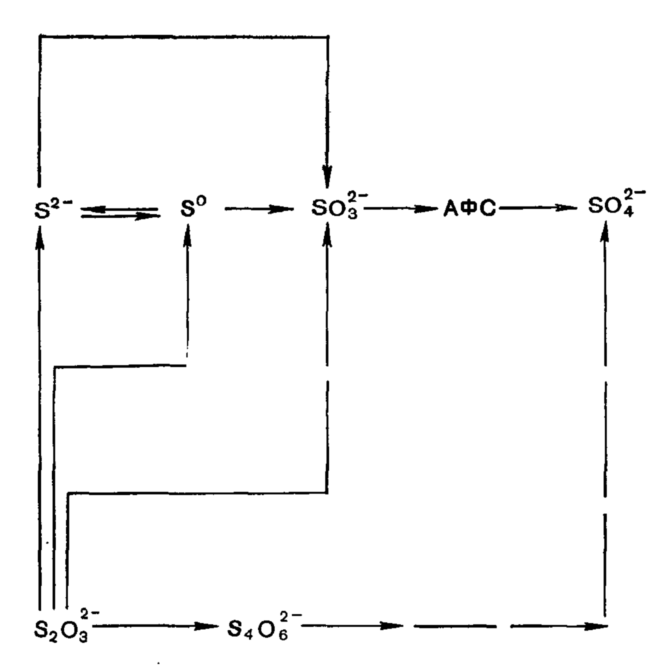


Рис. 128. Пути окисления соединений серы фототрофными бактериями АФС — аденилилсульфат.

9,0. Показано также, что оптимальное значение pH для роста фототрофных бактерий может несколько меняться в зависимости от состава среды.

Все фототрофные бактерии растут на простых синтетических средах, что облегчает выявление их потребности в отдельных элементах. Обязательными компонентами сред, кроме источников углерода и азота, естественно, являются фосфор, сера, калий и магний в виде минеральных солей. Установлено также, что эти микроорганизмы нуждаются в довольно большом количестве железа, но по сравнению с растениями проявляют значительно меньшую потребность в марганце. Рост их зависит от концентрации кальция и наличия в небольших количествах таких элементов, как Mo, Co, Zn, Cu и, видимо, других.

Выше отмечалось, что фототрофные бактерии встречаются как в пресных, так и в соленых водоемах, причем некоторые пурпурные бактерии растут при концентрации хлористого натрия больше 20%. Наиболее галофильной формой является E. halophila. Оптимальная концентрация NaCl для этого организма 14—22%. Для других видов, даже выделенных из очень соленых водоемов, она более низкая. Зеленые бактерии растут при концентрации NaCl не более 10—11%. И для пурпурных и зеленых бактерий, выделенных из соленых водоемов, присутствие NaCl обязательно. Так, морские штаммы растут обычно хорошо в среде, содержащей 1—2% NaCl.

За исключением отдельных мутантов, все фототрофные бактерии используют в качестве источника азота соли аммония. Способность к ассимиляционной нитратредукции проявляется довольно редко. Некоторые пурпурные бактерии, в первую очередь несерные, используют как источники азота мочевину и различные аминокислоты, а также растут на средах с пептоном. У многих пурпурных и зеленых бактерий установлена способность фиксировать молекулярный азот.

В качестве источника серы для синтеза серусодержащих компонентов клеток несерные пурпурные бактерии и некоторые пурпурные серобактерии могут использовать сульфаты. Однако многие представители пурпурных серобактерий и зеленые серобактерии способностью к ассимиляционной сульфатредукции не обладают и могут использовать серу лишь в восстановленной форме, в виде сульфида, тиосульфата или цистеина.

Кроме того, пурпурные и зеленые серобактерии используют восстановленные соединения серы как доноры водорода (H-доноры) при фотоассимиляции углекислоты. Все эти микроорганизмы способны окислять сероводород с образованием сульфатов, но сначала образуется молекулярная сера (рис. 128). У большинства пурпурных серобактерий сера откладывается в клетках. Зеленые серобактерии и представители рода Ectothiorhodospira накапливают серу в среде. Кроме сульфида и молекулярной серы, многие пурпурные и зеленые серобактерии окисляют тиосульфат, а некоторые виды тетратионат, сульфит и тиогликолят.

До последнего времени считали, что несерные пурпурные бактерии сероводород не окисляют и лишь для одного вида (Rh. palustris) была показана способность окислять тиосульфат. Однако недавно установлено, что если поддерживать низкую концентрацию сульфида в проточных условиях культивирования, то такие несерные пурпурные бактерии, как R. rubrum, Rh. capsulata, Rh. palustris, Rh. spheroides, окисляют его и растут. При этом Rh. palustris образует сульфаты. У остальных видов окисление сульфида заканчивается образованием молекулярной серы, которая обнаруживается в среде.

Эти данные весьма важны, поскольку до сих пор деление пурпурных бактерий на серные и несерные основывалось на их способности окислять сероводород. Сейчас такой принцип оказывается неприемлемым. Поэтому предлагается учитывать, что пурпурные серобактерии окисляют сероводород до сульфатов через образование молекулярной серы, а несерные пурпурные бактерии окисляют его только до серы или до сульфатов, но без накопления серы как

промежуточного продукта. Не исключено, однако, что в дальнейшем эти критерии также нельзя будет использовать.

Кроме соединений серы, многие пурпурные и зеленые бактерии способны окислять молекулярный водород.

Большинство представителей несерных пурпурных бактерий нуждается в одном или нескольких витаминах группы В: тиамине, биотине, никотиновой, параминобензойной кислотах. Потребность в витаминах не выявлена лишь у Rhodomicrobium vannielii, Rh. acidophila и Rhodospirillum tenue. Среди пурпурных и зеленых серобактерий значительно больше организмов, которые не нуждаются в витаминах.

Однако есть виды и штаммы, требующие готового витамина B_{12}. Такую потребность проявляют, например, крупные формы Chromatium (Chr. okenii, Chr. buderi и другие), а также Thiospirillum jenense.

Фотосинтезирующие бактерии делят на фотоавтотрофы и фотогетеротрофы. К первым принадлежит ряд пурпурных и зеленых серобактерий, а также отдельные представители несерных пурпурных бактерий, способные расти на чисто минеральных средах. Для таких микроорганизмов единственным источником углерода может служить углекислота, обычно вносимая в виде бикарбоната. К фотогетеротрофам относят большинство несерных пурпурных бактерий, поскольку они растут лишь при наличии органических соединений. Строго говоря, к автотрофам нельзя причислять и фотосинтезирующих бактерий, которые нуждаются в готовых витаминах. С другой стороны, следует отметить, что фотогетеротрофные бактерии часто фиксируют в больших количествах углекислоту. В то же время все автотрофные представители этих микроорганизмов способны использовать готовые органические соединения, хотя возможности в этом отношении у разных видов неодинаковы.

Более разнообразные органические соединения могут использовать несерные пурпурные бактерии. К их числу относятся низшие жирные кислоты от C_1 (муравьиная) до C_9 (пеларгоновая), дикарбоновые кислоты, окси- и кетокислоты (от C_3 до C_6), такие, как пировиноградная, молочная, яблочная, янтарная и др. Используются некоторые сахара (в частности, глюкоза, фруктоза, манноза), спирты (этанол, изопропанол, маннит, сорбит), соединения ароматического ряда (бензоат, пара-оксибензоат, манделат, катехин), а также другие циклические соединения. Однако спектр органических субстратов, обеспечивающих рост различных видов и штаммов этих микроорганизмов, неодинаков.

Пурпурные и особенно зеленые серобактерии, как правило, используют меньшее число органических соединений; чаще всего отдельные органические кислоты. У некоторых видов возможности исчерпываются потреблением ацетата и пирувата.

Для несерных и некоторых пурпурных серобактерий (E. shaposhnikovii, Chr. vinosum) органические соединения могут служить источниками углерода и H-донорами при фотоассимиляции углекислоты, а также в других восстановительных процессах. Ряд видов способен в темноте окислять органические соединения с получением энергии, обеспечивающей их рост. У зеленых и многих пурпурных серобактерий способности ограничиваются использованием органических соединений при фотосинтезе лишь как дополнительных (по отношению к CO_2) источников углерода.

ФОТОСИНТЕЗ

Способность фототрофных бактерий к фотосинтезу, как и у растений, определяется наличием магнийсодержащих порфириновых пигментов — хлорофиллов. Состав бактериальных хлорофиллов, называемых бактериохлорофиллами, отличается от хлорофиллов растений (рис. 129). Наиболее распространен бактериохлорофилл a_1, этерифицированный, как и хлорофилл *a* растений, фитолом. Но он отличается от этого пигмента тем, что во втором положении первого пиррольного кольца содержит ацетильную группу вместо винильной, а второе пиррольное кольцо его восстановлено. Кроме этого пигмента, у R. rubrum обнаружен бактериохлорофилл a_g, этерифицированный транс, транс-геранилгераниолом ($C_{20}H_{33}OH$). У двух пурпурных бактерий (Thiocapsa pfennigii и Rhodopseudomonas viridis) найден так называемый бактериохлорофилл *b*. Формула его еще не установлена, но по спектральным свойствам он отличается от всех других хлорофиллов. Зеленые бактерии в небольшом количестве содержат бактериохлорофилл *a*. Но основными их пигментами являются бактериохлорофиллы *c* и *d*, содержащие вместо фитола ($C_{20}H_{39}OH$) транс, трансфарнезол ($C_{15}H_{25}OH$). Каждый из этих хлорофиллов состоит из компонентов, различающихся радикалами в положениях 4, 5 и *d*.

По сравнению с хлорофиллами растений бактериохлорофиллы, особенно в клетках, поглощают свет в более длинноволновой области. Зеленые бактерии абсорбируют свет примерно до 850 *нм*, пурпурные бактерии, содержащие бактериохлорофиллы *a*,— до 900 *нм*, а пурпурные бактерии, синтезирующие бактериохлорофилл *b*,— до 1100 *нм*. При этом в инфракрасной

R′	R″	R‴
$-CH_2CH(CH_3)_2$	$-C_2H_5$	$-C_2H_5$
$-CH_2CH_2CH_3$	$-CH_3$	$-CH_3$
$-C_2H_5$		$-H$

Рис. 129. Структурные формулы хлорофилла *a* и бактериохлорофиллов:
1 — хлорофилл растений; *2*, *3* — бактериохлорофиллы.

области бактериохлорофиллы in vivo обусловливают, как правило, не один, а несколько максимумов поглощения (рис. 130).

Наличие максимумов поглощения бактериохлорофиллов в области 800—1100 *нм* обеспечивает возможность роста фототрофных бактерий, особенно пурпурных, при наличии только невидимых инфракрасных лучей. Этим пользуются для получения накопительных культур данных микроорганизмов и разделения видов, содержащих бактериохлорофиллы *a* и *b*.

Различия в спектрах поглощения отдельных представителей фототрофных бактерий, а также фототрофных бактерий и растений имеют эко-

логическое значение, позволяя развиваться им в одних и тех же местах.

Кроме хлорофиллов, все фототрофные бактерии содержат каротиноиды, состав которых у разных видов неодинаков и достаточно разнообразен. Всего к настоящему времени у фототрофных бактерий обнаружено около шестидесяти каротиноидов, причем некоторые из них у других организмов не встречаются. Для большинства пурпурных бактерий характерно наличие алифатических каротиноидов, содержащих часто гидроксильные, метоксильные или кетогруппы. Это — ликопин, спириллоксантин, родивибрин, родопин, сфероиден, сфероиденон и другие близкие пигменты. Некоторые пурпурные бактерии синтезируют каротиноиды, имеющие одну арильную группу (ароматическое кольцо). К их числу принадлежит океннон. Но лишь у R. vannielii и Rh. acidophila найден β-каротин, распространенный у сине-зеленых водорослей и других фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих организмов. У Rh. acidophila значительная часть родопина и родопинала связана с глюкозой и находится в форме гликозидов.

У большинства зеленых серобактерий основным каротиноидом является моноциклическое соединение с ароматическим кольцом, названное хлоробактином. Но некоторые представители этих микроорганизмов синтезируют изорениератин, имеющий два ароматических кольца (рис. 131). Кроме того, у зеленых серобактерий в небольшом количестве находят γ-каротин, ликопин и родопин.

Интересен состав каротиноидов у недавно выделенных скользящих микроорганизмов рода Chloroflexis, которые, подобно многим зеленым бактериям, содержат бактериохлорофиллы *a* и *c*. У Chloroflexis sp. штамм F-2 установлено 9 таких пигментов. В наибольшем количестве содержатся β-каротин, γ-каротин и перацетил-О-гликозил-1′-окси-1′, 2′-дигидро-3′, 4′-дигидро-γ-каротин. В числе других каротиноидов выделен эхиненон, присутствующий у сине-зеленых водорослей.

Состав и содержание отдельных каротиноидов определяют в основном цвет культур пурпурных бактерий, который бывает розовым, красным, фиолетовым, желтым или почти коричневым. В какой-то степени от состава каротиноидов зависит окраска зеленых бактерий. Она может быть не только зеленой, но желтоватой или коричневой. Показано, что каротиноиды у фототрофных бактерий могут выполнять следующие функции: 1) участвовать в фотосинтезе, поглощая свет в пределах 400—550 *нм* и передавая энергию возбужденных состояний молекулам бактериохлорофилла; 2) вызывать фототаксис; 3) защищать клетки от фотосенсибилизированного окисления кислородом. Не исключено, однако, что функции этих пигментов до конца не выяснены. Как и хлорофиллы, каротиноиды фототрофных бактерий локализуются в их фотосинтезирующем аппарате — хроматофорах. Кроме того, эти образования содержат ряд соединений, способных выполнять функцию переносчиков электронов (водорода) и характеризующихся разными окислительно-восстановительными потенциалами.

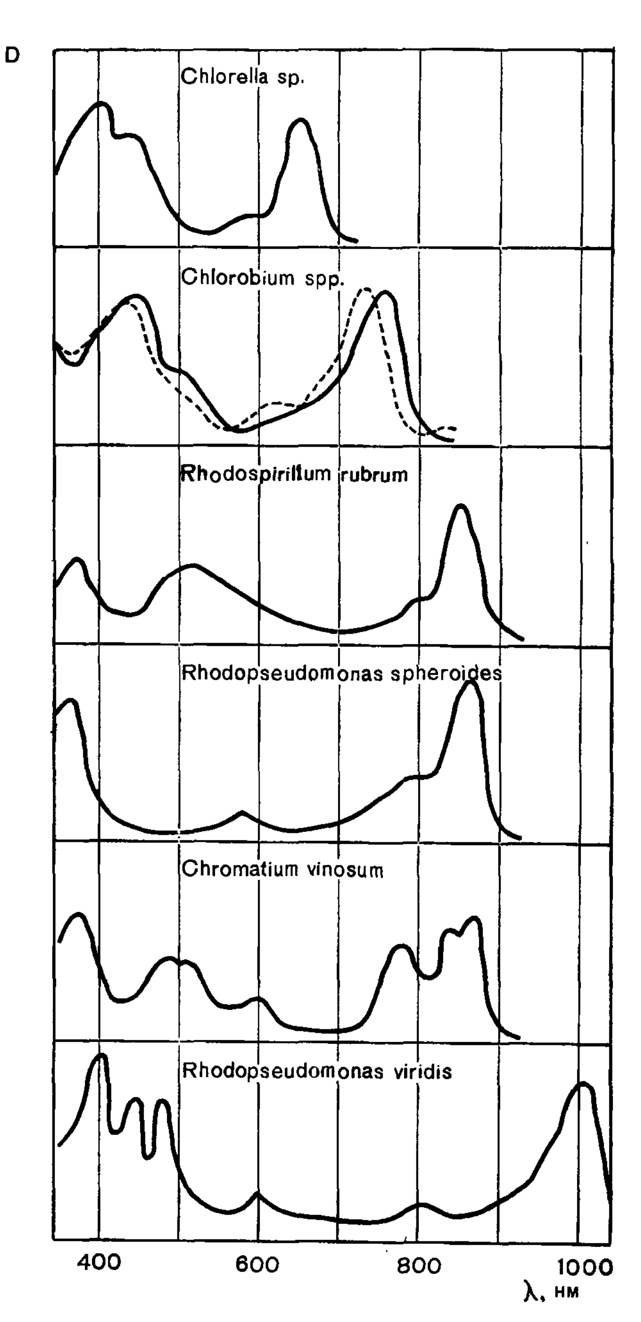


Рис. 130. Спектры поглощения клеток водорослей (Chlorella), зеленых и пурпурных бактерий.

Ликопин

Спириллоксантин

Сфероиденон

ОН-сфероиденон

Окенон

Хлоробактин

Изорениератин

Рис. 131. Структурные формулы некоторых каротиноидов фототрофных бактерий.

К ним относятся в первую очередь цитохромы, а также хиноны, флавины, никотинамид — дениннуклеотиды и некоторые другие компоненты клеток.

Фотосинтез начинается с поглощения квантов света молекулами хлорофилла и другими связанными с ним пигментами. Молекула пигмента, получившая квант света, переходит в возбужденное состояние, которое длится очень недолго ($\leqslant 10^{-9}$ *сек*) и заканчивается возвращением ее к исходному, стабильному уровню. Этот переход сопровождается либо передачей возбужденного состояния другой молекуле пигмента, либо потерей сообщенной энергии в виде тепла, флуоресценции и фосфоресценции. При миграции энергии электронных возбужденных состояний по пигментному комплексу она может частично достичь так называемых реакционных фотохимических центров. В такие центры входят молекулы хлорофилла и связанные с ними переносчики электронов. Их принято обозначать буквой П с указанием той длины волны, где они сами обусловливают поглощение света. У пурпурных бактерий пигменты, входящие в фотохимические центры, обозначают как П970, или П890, или П895, а у зеленых бактерий — П840. Таким образом, большинство молекул хлорофилла только «абсорбируют» лучистую энергию, а за ее использование для фотосинтеза ответственна лишь небольшая их часть. Расчеты показывают, что на одну молекулу бактериохлорофилла, входящего в реакционный центр, приходится 25—50 других молекул этого пигмента. Для растений это соотношение еще меньше (1 : 250—400).

Возбужденная молекула пигмента фотоактивного центра (П*) может отдавать электрон связанному с ней первичному акцептору (А) и окисляться. Но в результате немедленного взаимодействия с донором электрона (В) она возвращается в исходное состояние (П):

$$П + h\nu \rightarrow П^*$$

$$П^* + A \rightarrow П^+ + A^-$$

$$П^+ + B \rightarrow П + B^+$$

Природа первичного акцептора электрона ни у бактерий, ни у растений точно до сих пор не установлена. Что касается донора электрона, взаимодействующего с П, то, по всем данным, у бактерий — это цитохром типа *c*.

Фотохимическая стадия фотосинтеза обеспечивает поднятие электрона на высокий энергетический уровень и начало транспорта его через ряд переносчиков с постепенно снижающимися окислительно-восстановительными потенциалами. Перенос электрона может происходить по циклическому и нециклическому пути. В первом случае он возвращается к исходному донору, т. е. к пигменту фотоактивного центра; при втором этого не происходит. Поэтому для поддержания нециклического транспорта электронов необходим экзогенный Н-донор, который восполняет их потерю.

Обе такие системы функционируют при фотосинтезе у растений (рис. 132). Перенос электрона по циклическому пути, как и в дыхательной цепочке, сопряжен с синтезом АТФ. Механизм этих процессов, видимо, одинаков. В результате транспорта электронов по нециклическому пути, кроме АТФ, происходит образование восстановителей, используемых при ассимиляции углекислоты и других соединений. Эту функцию выполняют восстановленный ферредоксин и никотинамидадениндинуклеотиды (НАДН и НАДФН). АТФ и указанные восстановители рассматриваются как первые стабильные продукты фотосинтеза, которые иногда называют «ассимиляционной силой».

При бактериальном фотосинтезе также имеет место циклический путь переноса электронов, сопряженный с образованием АТФ. Но способ образования восстановителей не вполне ясен. Не исключено, что их образование, как и у растений, происходит в результате функционирования нециклической фотосинтетической системы транспорта электронов. Однако ряд данных свидетельствует о том, что бактерии могут восстанавливать НАД в результате так называемого обратного или обращенного переноса электрона без непосредственного участия пигмента фотохимического центра (рис. 133):

Энергия, необходимая для такого переноса электрона против термодинамического градиента, может обеспечиваться затратой части АТФ или непосредственно эа счет энергии трансмембранного потенциала, образование которого сопряжено с циклическим транспортом электрона (рис. 133). Возможно, реализуются оба пути.

Каковы бы ни были способы образования восстановителей при бактериальном фотосинтезе, очевидно, что для этого, как и у растений, требуется экзогенный Н-допор.

В результате изучения фотосинтеза у бактерий и сравнения его с фотосинтезом у растений Ван-Ниль показал, что итог этих процессов может быть выражен одним общим уравнением

$$CO_2+2H_2A \xrightarrow{\text{свет}} (CH_2O)+H_2O+2A,$$

где H_2A — донор водорода (электронов), а (CH_2O) — символ образуемых органических веществ.

Природа H_2A может быть разной. У растений такую функцию выполняет вода. Поэтому фотосинтез сопровождается выделением кислорода:

$$CO_2+2H_2O \xrightarrow{\text{свет}} (CH_2O)+H_2O+O_2$$

У бактерий Н-донором служат сероводород, сера, тиосульфат, молекулярный водород или органические соединения. Поэтому кислород не выделяется, а накапливаются продукты их окисления:

$$2CO_2+H_2S+2H_2O \xrightarrow{\text{свет}} 2(CH_2O)+H_2SO_4$$

$$CO_2+2H_2 \xrightarrow{\text{свет}} (CH_2O)+H_2O$$

$$CO_2+CH_3CHOHCH_3 \xrightarrow{\text{свет}} (CH_2O)+CH_3COCH_3$$

Такое различие в природе Н-донора отражается на начальных стадиях фотосинтеза. Поскольку бактерии используют в качестве Н-донора достаточно восстановленные соединения, то для использования их электронов на восстановление НАД хватает поглощения одного кванта света. При использовании в качестве Н-донора воды требуется затратить больше энергии, чтобы поднять ее электрон до уровня ферредоксина и НАДФ. Поэтому при фотосинтезе у растений имеют место по крайней мере две фотохимические реакции, которые осуществляются последовательно в разных пигментных системах, различающихся по поглощению света. При бактериальном фотосинтезе, видимо, имеет место только одна фотохимическая реакция и действует одна пигментная система. В результате также происходит преобразование энергии света в энергию химических связей.

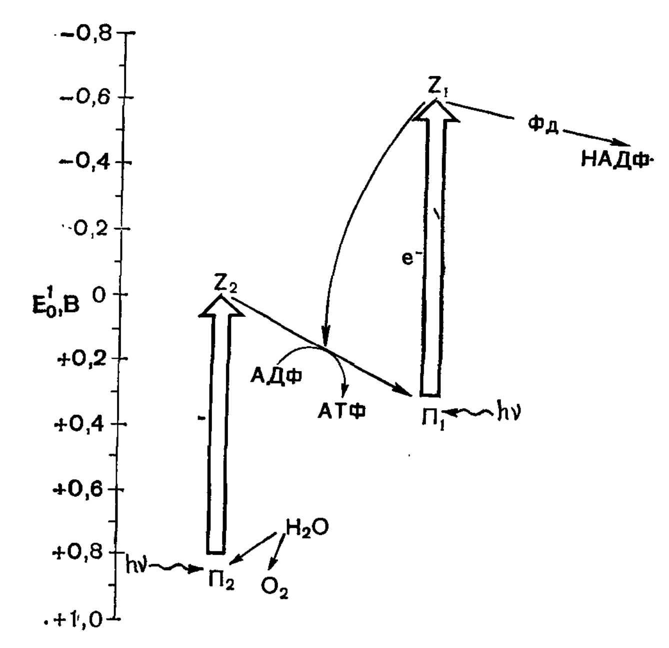


Рис. 132. Схема переноса электронов при фотосинтезе у растений:

$П_1$ и $П_2$ — пигменты фотоактивных центров; Z_1 и Z_2 — первичные акцепторы электрона; Фд — ферредоксин; НАДФ — никотинамидадениндинуклеотидфосфат; АТФ — аденозинтрифосфат.

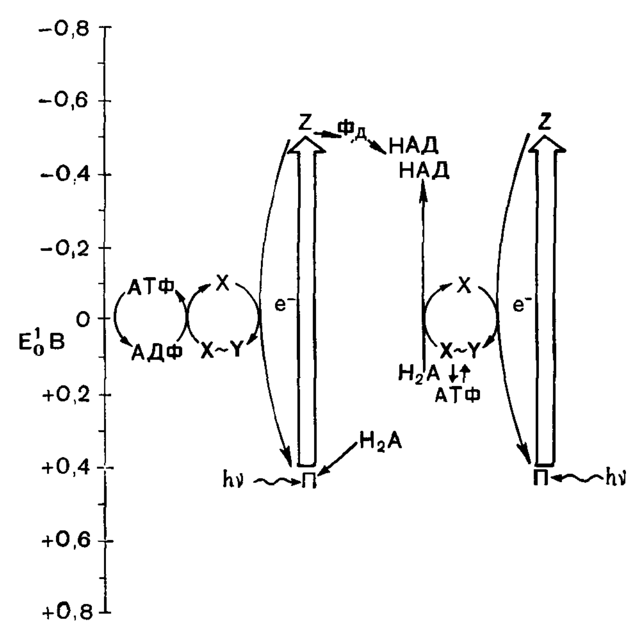


Рис. 133. Возможные пути переноса электронов при фотосинтезе у бактерий.

П — пигмент фотоактивного центра; Z — первичный акцептор электрона; Фд — ферредоксин; НАД — никотинамидадениндинуклеотид; X ~ У — макроэргическое соединение, предшествующее АТФ, АТФ — аденозинтрифосфат.



Рис. 134. Пентозофосфатный восстановительный цикл углерода (цикл Кальвина).

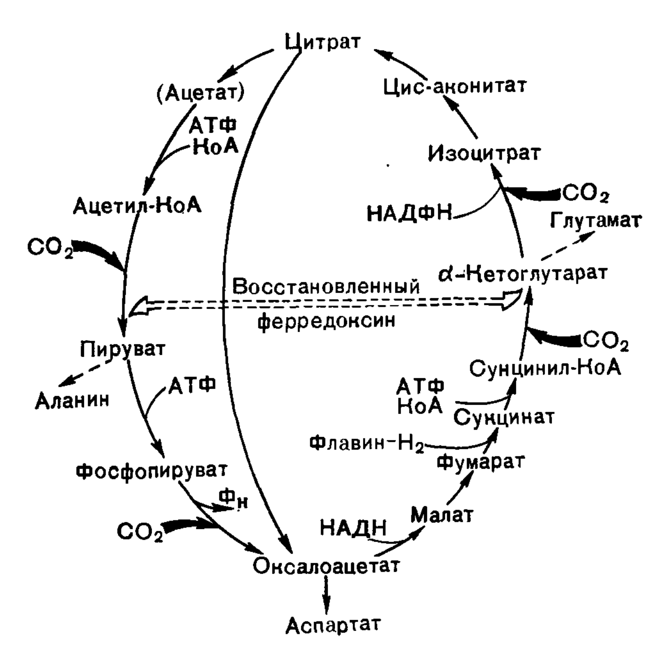


Рис. 135. Восстановительный цикл карбоновых кислот (цикл Арнона).

Поскольку фотосинтез начали изучать у высших растений, сложилось мнение, что он заключается в синтеэе из углекислоты преимущественно углеводов. Сейчас стало очевидным, что первичные стабильные продукты фотосинтеза используются для усвоения и других соединений и могут образовываться разные продукты. Однако это не противоречит тому, что по своим масштабам фотоассимиляция углекислоты превосходит все другие процессы, идущие за счет использования лучистой энергии. Ассимилировать углекислоту способны все фототрофные организмы, но не для всех она может служить единственным источником углерода. Примером, как указывалось выше, служат некоторые пурпурные бактерии.

Основной путь усвоения углекислоты растениями связан с функционированием пентозофосфатного восстановительного цикла углерода, известного под названием цикла Кальвина (рис. 134). При этом углекислота фиксируется на рибулозодифосфате с образованием 3-фосфоглицериновой кислоты, а затем фосфорных эфиров сахаров. Кроме такого механизма, у некоторых растений, происходящих из тропических областей (сахарного тростника, кукурузы и ряда других), установлено наличие особого цикла, названного циклом C_4-дикарбоновых кислот или β-карбоксилирования. В данном случае углекислота фиксируется на фосфоенолпирувате с образованием оксалоацетата и далее малата и аспартата. Малат затем, видимо, декарбоксилируется и передает углекислоту в цикле Кальвина. Таким образом, цикл C_4-дикарбоновых кислот имеет вспомогательное значение, обеспечивая более эффективный фотосинтеэ, особенно в условиях невысокого содержания углекислоты.

Цикл Кальвина функционирует и у различных представителей пурпурных бактерий, как серных, так и несерных. Есть данные, что специфические ферменты цикла Кальвина содержат и некоторые зеленые бактерии, однако не все. У некоторых штаммов C. limicola не удалось обнаружить рибулозодифосфаткарбоксилазу — ключевой фермент этого цикла, катализирующего фиксацию CO_2 на рибулозо-1,5-фосфате.

В то же время есть данные, что у зеленых бактерий, а также у некоторых пурпурных бактерий (R. rubrum) может функционировать особый путь ассимиляции углекислоты, названный восстановительным циклом карбоновых кислот или циклом Арнона (рис. 135). В этом цикле углекислота фиксируется на органических кислотах, причем две реакции, а именно карбоксилирование ацетил-КоА и сукцинил-КоА, происходят при участии восстановленного ферредоксина. В последнее время, однако, появились сомнения относительно возможности функционирования полного цикла Арнона, поскольку у некоторых зеленых и пурпурных бактерий не удалось показать превращения цитрата в оксалоацетат и ацетил-КоА, без чего данный механизм функционировать не может. Но, несомненно, реакции карбоксилирования, входящие в этот цикл, имеют место. Фототрофные бактерии проявляют способность и к другим

реакциям карбоксилирования, общее число которых, видимо, больше, чем у растений. Многие представители этих микроорганизмов, например, способны карбоксилировать пируват и фосфоенолпируват, образуя оксалоацетат или малат. У нескольких видов показана возможность карбоксилирования пропионил-КоА с образованием либо метилмалонил-КоА и далее сукцината, либо α-кетобутирата.

У всех известных представителей фототрофных бактерий проявляется способность к фотоассимиляции органических соединений: ацетата, пирувата, а иногда также пропионата, сукцината, малата и др. При этом потребность бактерий в углекислоте часто заметно снижается, хотя урожай клеток увеличивается. В зависимости от характера органического соединения, особенностей организма и условий, в которых он находится, пути ассимиляции органических субстратов, как и углекислоты, могут быть различными.

Нередко ассимиляция органических соединений связана с реакциями карбоксилирования, например происходит карбоксилирование ацетил-КоА или пирувата. Может также происходить усвоение органических соединений в результате включения их в цикл трикарбоновых кислот и действия глиоксилатного шунта (рис. 136), которые функционируют у некоторых пурпурных бактерий.

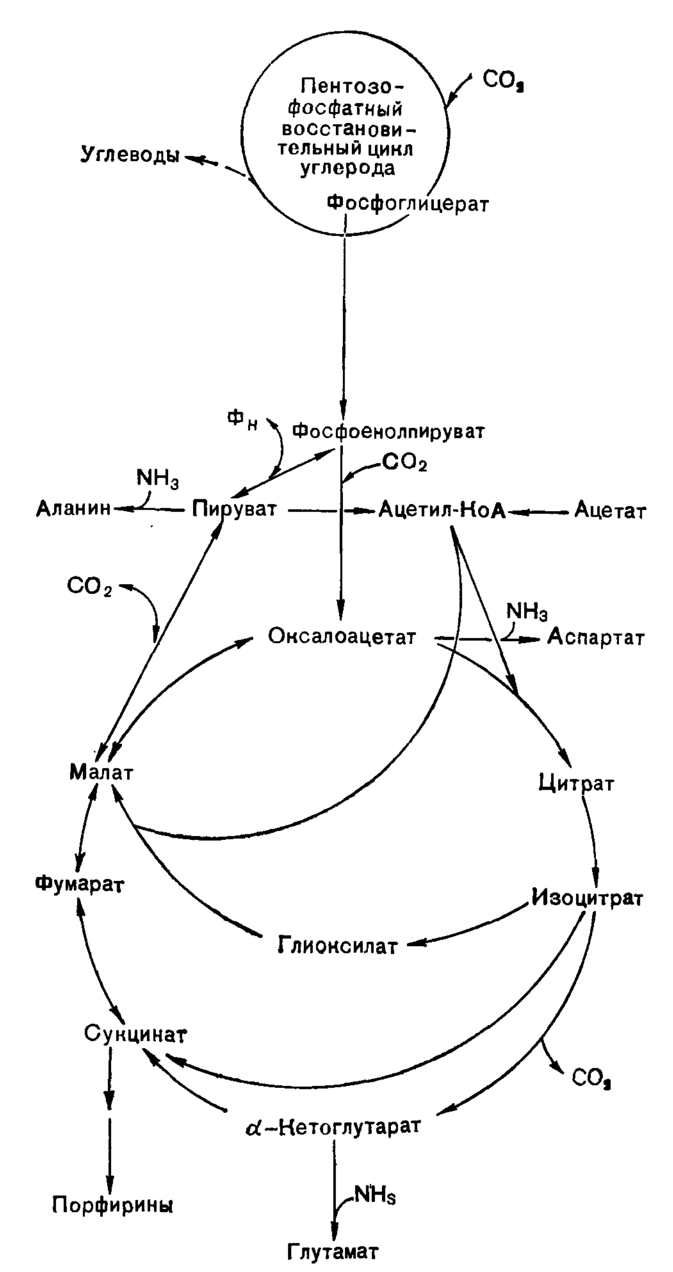


Рис. 136. Пути ассимиляции углекислоты и других соединений углерода у Rhodopseudomonas palustris.

В условиях интенсивного роста фототрофных бактерий большая часть первичных продуктов ассимиляции углекислоты и органических соединений используется на синтез белков и других важнейших компонентов клеток. Но при задержке роста культур в результате недостатка фосфора и особенно азота происходит образование в больших количествах запасных веществ. И пурпурные и зеленые бактерии могут накапливать в качестве запасных продуктов полисахариды типа гликогена. Пурпурные бактерии образуют, кроме того, поли-β-оксимасляную кислоту $(C_4H_6O_2)n$. Накопление того или другого запасного соединения зависит не только от особенностей организма, но и от источника углерода. Полисахариды преимущественно накапливаются пурпурными бактериями при культивировании их на минеральных средах, а также в присутствии пирувата, пропионата, малата или сукцината. При использовании бутирата или ацетата, особенно в отсутствие бикарбоната, происходит накопление почти исключительно поли-β-оксибутирата, так как синтез его начинается с конденсации двух молекул ацетил-КоА с образованием ацетоацетил-КоА и далее β-оксибутирата.

Возможно также разложение фототрофными бактериями некоторых органических субстратов с выделением молекулярного водорода. Во многих случаях этот процесс зависит от наличия света. Фотовыделение молекулярного водорода имеет также место при окислении нерастущими суспензиями клеток тиосульфата. Полагают, что таким путем происходит удаление избытка восстановителя, если он не используется в конструктивных процессах.

Первичные стабильные продукты фотосинтеза используются бактериями при фиксации молекулярного азота. Кроме того, они обеспечивают восстановление фототрофами сульфатов

и нитратов, если таковые ассимилируются. Вообще у бактерий, когда они растут при освещении в анаэробных условиях, основным или даже единственным источником энергии служит свет.

Полагают, что первым фототрофам предшествовали какие-то анаэробные организмы, осуществлявшие брожение. Способность к этому выявлена у некоторых пурпурных бактерий. Далее, видимо, возникла способность использовать энергию света для ассимиляции готовых органических соединений, как это наблюдается у многих пурпурных бактерий. Впоследствии наряду с использованием органических соединений фотосинтезирующие организмы, видимо, стали все в больших масштабах ассимилировать углекислоту, и в результате возникли фотоавтотрофы, подобные пурпурным и зеленым серобактериям.

Важнейшим этапом эволюции явилось приобретение способности фототрофов использовать в качестве Н-донора воду. В результате фотосинтез стал сопровождаться выделением кислорода, что привело к развитию аэробных организмов, которые занимают сейчас доминирующее место среди различных форм жизни. Но в конечном счете возможность существования всех организмов обеспечивается фотосинтезом, который осуществляют высшие растения, водоросли и бактерии.

Тот факт, что сине-зеленые водоросли выделяют при фотосинтезе кислород, свидетельствует о том, что возникновение этого важного свойства имело место еще на уровне прокариотных организмов, близких по организации фотосинтезирующего аппарата к некоторым пурпурным бактериям, но содержащим, видимо, хлорофилл *a*, который свойственен всем фототрофам, образующим молекулярный кислород.

На примере фототрофных бактерий можно представить и определенные этапы развития такой функции, как дыхание с получением энергии, рассматривая ее как вторичное приспособление данных микроорганизмов.

Известно, что даже строго анаэробные представители фототрофных бактерий поглощают кислород, а некоторые из них в результате этого синтезируют АТФ, хотя расти без света они не могут. Факультативно-аэробные виды растут в темноте на воздухе, но на свету дыхание клеток обычно заметно подавляется и бактерии получают энергию в основном в результате поглощения света. Отсюда следует, что дыхательная и фотосинтезирующая системы данных микроорганизмов имеют какие-то общие звенья и механизмы, изменяющие способы получения ими энергии.

Такое взаимоисключающее действие света и кислорода на метаболизм бактерий связано и с тем, что в отличие от эукариотных фототрофов они не имеют обособленных органелл (хлоропластов и митохондрий), где осуществляются соответственно фотосинтез и дыхание.

Появление таковых привело к разграничению данных процессов, что имело, очевидно, весьма большое значение для дальнейшей эволюции фотосинтезирующих форм, поскольку создалась возможность разделения (и пространственно и во времени) фотосинтеза и роста организмов за счет использования образованных при фотосинтезе запасных веществ в процессе дыхания с получением энергии и в конструктивных процессах.

По мнению В. Н. Шапошникова (1960), обособление фотосинтеза и дыхания явилось основной предпосылкой для возникновения многоклеточных растительных форм с дифференцированными тканями и органами, что можно наблюдать у высших растений.

Высшие растения, являясь вершиной эволюции фототрофов, занимают главное место среди наземных растений. Однако наряду с высшими растениями существуют и более примитивные фототрофы, в частности сохранились такие древние организмы, как фотосинтезирующие бактерии, что обусловлено возможностью их роста в весьма специфических условиях.

ХЕМОАВТОТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ

По типу питания все организмы делятся на автотрофов и гетеротрофов. Автотрофы, что в переводе с греческого означает «самопитающиеся», могут строить все соединения своих клеток из углекислоты и других неорганических веществ. Источником энергии для них служит либо свет (фотоавтотрофы), либо они ее получают при окислении минеральных соединений (хемоавтотрофы). Таким образом, ни для конструктивных, ни для энергетических процессов органические субстраты автотрофам не требуются.

Гетеротрофы также могут усваивать углекислоту. Однако им необходимы органические соединения как основные источники углерода, а в большинстве случаев и субстраты для получения энергии (хемоорганогетеротрофы). Такой тип питания реализуется у человека, животных и многих микроорганизмов. Лишь для некоторых бактерий, нуждающихся в готовых органических соединениях, источником энергии является свет (фотогетеротрофы).

Среди автотрофов наиболее широко распространены организмы, использующие лучистую энергию. Они представлены высшими растениями, водорослями и рядом бактерий, способных к фотосинтезу.

Хемоавтотрофы обнаружены только среди бактерий, т. е. только среди прокариотных организмов, причем количество их сравнительно невелико. Однако по своим физиолого-биохимическим свойствам, геохимической деятельности и значению для некоторых областей народного хозяйства эти микроорганизмы весьма интересны.

Существование хемоавтотрофов было открыто С. Н. Виноградским. Началом послужили его работы (1885—1889) по изучению нитчатых микроорганизмов, называемых серобактериями (Beggiatoa) и железобактериями (Leptothrix ochracea). В результате проведенных наблюдений Виноградский пришел к выводу, что жизнедеятельность указанных форм связана с окислением соответственно сероводорода и серы до серной кислоты или закисного железа в окисное и оба процесса имеют энергетическое значение.

Свою гипотезу Виноградский блестяще доказал, выделив (1890—1892) чистые культуры нитрифицирующих бактерий (Nitrosomonas и Nitrobacter), которые росли на минеральных средах, окисляя аммонийный азот или нитриты и фиксируя при этом углекислоту.

В настоящее время хемоавтотрофов подразделяют на следующие группы, получившие свои названия соответственно природе окисляемых субстратов: 1. Нитрифицирующие бактерии. 2. Водородные бактерии. 3. Серобактерии и тионовые бактерии. 4. Железобактерии.

Кроме того, к хемоавтотрофам, видимо, принадлежит недавно обнаруженный Н. Н. Ляликовой-Медведевой микроорганизм Stibiobacter, окисляющий окислы трехвалентной сурьмы (Sb_2O_3) до пятивалентной (Sb_2O_5).

Таким образом, выявлены хемоавтотрофы, способные получать энергию в результате окисления минеральных соединений пяти элементов: H, N, S, Fe и Sb.

НИТРИФИЦИРУЮЩИЕ БАКТЕРИИ

Еще в 1870 г. Шлезинг и Мюнц (Schloesing, Müntz) доказали, что нитрификация имеет биологическую природу. Для этого они добавляли к сточным водам хлороформ. В результате окисление аммиака прекращалось. Однако специфические микроорганизмы, вызывающие этот процесс, были выделены лишь Виноградским. Им же было показано, что хемоавтотрофные нитрификаторы могут быть подразделены на бактерий, осуществляющих первую фазу этого процесса, а именно окисление аммония до азотистой кислоты ($NH_4^+ \rightarrow NO_2^-$), и бактерий второй фазы нитрификации, переводящих азотистую кислоту в азотную ($NO_2^- \rightarrow NO_3^-$). И те и другие микроорганизмы являются грамотрицательными. Их относят к семейству Nitrobacteriaceae.

Бактерии первой фазы нитрификации представлены четырьмя родами: Nitrosomonas, Nitrosocystis, Nitrosolobus и Nitrosospira. Из них наиболее изучен вид Nitrosomonas europaea, хотя получение чистых культур этих микроорганизмов, как и других нитрифицирующих хемоавтотрофов, до сих пор остается достаточно сложным. Клетки N. europaea обычно овальные (0,6—1,0 × 0,9—2,0 *мкм*), размножаются бинарным делением. В процессе развития культур в жидкой среде наблюдаются подвижные формы, имеющие один или несколько жгутиков, и неподвижные зооглеи.

У Nitrosocystis oceanus клетки округлые, диаметром 1,8—2,2 *мкм*, но бывают и крупнее (до 10 *мкм*). Способны к движению благодаря наличию одного жгутика или пучка жгутиков. Образуют зооглеи и цисты.

Размеры Nitrosolobus multiformis составляют 1,0—1,5 × 1,0—2,5 *мкм*. Форма этих бактерий не совсем правильная, так как клетки разделены на отсеки, дольки (-lobus, отсюда и название Nitrosolobus), которые образуются в результате разрастания внутрь цитоплазматической мембраны.

У Nitrosospira briensis клетки палочковидные и извитые (0,8—1,0 × 1,5—2,5 *мкм*), имеют от одного до шести жгутиков.

Среди бактерий второй фазы нитрификации различают три рода: Nitrobacter, Nitrospina и Nitrococcus.

Большая часть исследований проведена с разными штаммами Nitrobacter, многие из которых могут быть отнесены к Nitrobacter winogradskyi, хотя описаны и другие виды. Бактерии имеют преимущественно грушевидную форму клеток. Как показано Г. А. Заварзиным, размножение Nitrobacter происходит путем почкования, причем дочерняя клетка бывает обычно подвижна, так как снабжена одним латерально расположенным жгутиком. Отмечают также сходство Nitrobacter с почкующимися бактериями рода Hyphomicrobium по составу жирных кислот, входящих в липиды.

Данные относительно таких нитрифицирующих бактерий, как Nitrospina gracilis и Nitrococcus mobilis, пока весьма ограниченны. По имеющимся описаниям, клетки N. gracilis палочковидные (0,3—0,4 × 2,7—6,5 *мкм*), но обнаружены и сферические формы. Бактерии неподвижны. Напротив, N. mobilis обладает подвижностью. Клетки его округлые, диаметром около 1,5 *мкм*, с одним-двумя жгутиками.

По строению клеток исследованные нитрифицирующие бактерии похожи на другие грамотрицательные микроорганизмы. У некоторых видов обнаружены развитые системы внутренних мембран, которые образуют стопку в центре клетки (Nitrosocystis oceanus), или располагаются по периферии параллельно цитоплазматической мембране (Nitrosomonas europaea), или образуют чашеподобную структуру из нескольких слоев (Nitrobacter winogradskyi). Видимо, с этими образованиями связаны ферменты, участвующие в окислении нитрификаторами специфических субстратов.

Нитрифицирующие бактерии растут на простых минеральных средах, содержащих окисляемый субстрат в виде аммония или нитритов и углекислоту. Источником азота в конструктивных процессах могут быть, кроме аммония, гидроксиламин и нитриты.

Показано также, что Nitrobacter и Nitrosomonas europaea восстанавливают нитриты с образованием аммония.

Такой микроорганизм, как Nitrosocystis oceanus, выделенный из Атлантического океана, относится к облигатным галофилам и растет на среде, содержащей морскую воду. Область значений pH, при которой наблюдается рост разных видов и штаммов нитрифицирующих бактерий, приходится на 6,0—8,6, а оптимальное значение pH чаще всего 7,0—7,5. Среди Nitrosomonas europaea известны штаммы, имеющие температурный оптимум при 26 или около 40 °С, и штаммы, довольно быстро растущие при 4 °С.

Все известные нитрифицирующие бактерии являются облигатными аэробами. Кислород необходим им как для окисления аммония в азотистую кислоту:

$$NH_4^+ + {}^3/_2O_2 \rightarrow NO_2^- + H_2O + 2H^+, \Delta F = -27{,}6 \cdot 10^4 \text{ дж},$$

так и для окисления азотистой кислоты в азотную:

$$NO_2^- + {}^1/_2O_2 \rightarrow NO_3^-, \ \Delta F = -7{,}6 \cdot 10^4 \text{ дж}.$$

Но весь процесс превращения аммония в нитраты происходит в несколько этапов с образова-

нием соединений, где азот имеет разную степень окисленности.

Первым продуктом окисления аммония является гидроксиламин, который, возможно, образуется в результате непосредственного включения в NH^+_4 молекулярного кислорода:

$$NH_4^+ + {}^1/_2O_2 \rightarrow NH_2OH + H^+, \; \Delta F = +15{,}9 \cdot 10^3 \text{дж}.$$

Однако окончательно механизм окисления аммония до гидроксиламина не выяснен. Превращение гидроксиламина в нитрит:

$$NH_2OH + O_2 \rightarrow NO_2^- + H_2O + H^+, \Delta F = -28{,}9 \cdot 10^4 \text{дж},$$

как предполагают, идет через образование гипонитрита NOH, а также окись азота (NO). Что касается закиси азота (N_2O), обнаруживаемой при окислении Nitrosomonas europaea аммония и гидроксиламина, то большинство исследователей считает ее побочным продуктом, образующимся в основном в результате восстановления нитрита.

Исследование окисления Nitrobacter нитрита с использованием в опытах тяжелого изотопа кислорода (^{18}O) показало, что образующиеся нитраты содержат значительно больше ^{18}O, когда меченой является вода, а не молекулярный кислород. Поэтому предполагают, что сначала происходит образование комплекса $NO_2^-H_2O$, который далее окисляется до NO_3^-. При этом происходит передача электронов через промежуточные акцепторы на кислород. Весь процесс нитрификации можно представить в виде следующей схемы (рис. 137), отдельные этапы которой требуют, однако, уточнения.

$$\overset{-3}{NH_4^+} \rightarrow \overset{-1}{NH_2OH} \rightarrow \left[\overset{+1}{NOH} \xrightarrow{+NO_2^-} N_2H_2O_3 \right] \rightleftarrows$$

$$\rightleftarrows \overset{+2}{NO} \rightleftarrows \overset{+3}{NO_2} \xrightarrow{-H_2O} NO_2^-H_2O \rightarrow \overset{+5}{NO_3^-}$$

Рис. 137. Пути окисления аммония и нитрита нитрифицирующими бактериями.

Кроме первой реакции, а именно образования из аммония гидроксиламина, последующие стадии обеспечивают организмы энергией в виде аденозинтрифосфата (АТФ). Синтез АТФ сопряжен с функционированием окислительно-восстановительных систем, передающих электроны на кислород, подобно тому как это имеет место у гетеротрофных аэробных организмов. Но поскольку окисляемые нитрификаторами субстраты имеют высокие окислительно-восстановительные потенциалы, они не могут взаимодействовать с никотинамидадениндинуклеотидами (НАД или НАДФ, $E_0^1 = -0{,}320$ В), как это бывает при окислении большинства органических соединений. Так, передача электронов в дыхательную цепь от гидроксиламина, видимо, происходит на уровне флавина:

$$NH_2OH \rightarrow \text{флавопротеид} \rightarrow \text{цит. } b \text{ (убихинон?)} \rightarrow \text{цит. } c \rightarrow \text{цит. } a \rightarrow O_2$$

Когда окисляется нитрит, то включение его электронов в цепь, вероятно, идет на уровне либо цитохрома типа *c*, либо цитохрома типа *a*. В связи с этой особенностью большое значение у нитрифицирующих бактерий имеет так называемый обратный, или обращенный, транспорт электронов, идущий с затратой энергии части АТФ или трансмембранного потенциала, образуемых при передаче электронов на кислород (рис. 138).

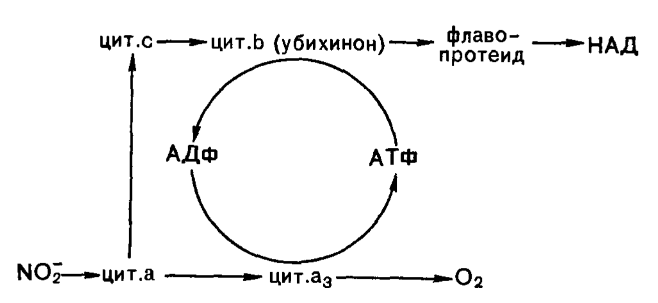


Рис. 138. Цепь переноса электрона при окислении нитрита у Nitrobacter winogradskyi.

Таким образом происходит обеспечение хемоавтотрофных нитрифицирующих бактерий не только АТФ, но и НАДН, необходимых для усвоения углекислоты и для других конструктивных процессов.

Согласно расчетам эффективность использования свободной энергии Nitrobacter может составлять 6,0—50,0%, а Nitrosomonas — и больше.

Ассимиляция углекислоты происходит в основном в результате функционирования пентоэофосфатного восстановительного цикла углерода, иначе называемого циклом Кальвина (см. рис. 134). Итог его выражают следующим уравнением:

$$6CO_2 + 18\text{АТФ} + 12\text{НАДН} + 12H^+ \rightarrow$$
$$\rightarrow 6[CH_2O] + 18\text{АДФ} + 18\text{Ф}_\text{н} + 12\text{НАД} + 6H_2O,$$

где $[CH_2O]$ означает образующиеся органические вещества, имеющие уровень восстановленности углеродов. Однако в действительности в результате ассимиляции углекислоты через цикл Кальвина и другие реакции, прежде всего путем карбоксилирования фосфоенолпирувата, образуются не только углеводы, но и все другие компоненты клеток — белки, нуклеиновые кислоты, липиды и т. д. Показано также, что Nitrococcus mobilis и Nitrobacter winogradskyi

могут образовывать в качестве запасных продуктов поли-β-оксибутират и гликогеноподобный полисахарид. Такое же соединение обнаружено в клетках Nitrosolobus multiformis. Кроме углеродсодержащих запасных веществ, нитрифицирующие бактерии способны накапливать полифосфаты, входящие в состав метахроматиновых гранул.

Еще в первых работах с нитрификатором Виноградский отметил, что для их роста неблагоприятно присутствие в среде органических веществ, таких, как пептон, глюкоза, мочевина, глицерин и др. Отрицательное действие органических веществ на хемоавтотрофные нитрифицирующие бактерии неоднократно отмечалось и в дальнейшем. Сложилось даже мнение, что эти микроорганизмы вообще не способны использовать экзогенные органические соединения. Поэтому их стали называть «облигатными автотрофами». Однако в последнее время показано, что использовать некоторые органические соединения эти бактерии способны, но возможности их ограничены. Так, отмечено стимулирующее действие на рост Nitrobacter в присутствии нитрита дрожжевого автолизата, пиридоксина, глутамата и серина, если они в низкой концентрации вносятся в среду. Показано также включение в белки и другие компоненты клеток Nitrobacter ^{14}C из пирувата, α-кетоглутарата, глутамата и аспартата. Известно, кроме того, что Nitrobacter медленно, но окисляет формиат. Включение ^{14}C из ацетата, пирувата, сукцината и некоторых аминокислот, преимущественно в белковую фракцию, обнаружено при добавлении этих субстратов к суспензиям клеток Nitrosomonas europaea. Ограниченная ассимиляция глюкозы, пирувата, глутамата и аланина установлена для Nitrosocystis oceanus. Есть данные об использовании ^{14}C-ацетата Nitrosolobus multiformis.

Недавно установлено также, что некоторые штаммы Nitrobacter растут на среде с ацетатом и дрожжевым автолизатом не только в присутствии, но и в отсутствие нитрита, хотя и медленно. При наличии нитрита окисление ацетата подавляется, но включение его углерода в разные аминокислоты, белок и другие компоненты клеток увеличивается. Имеются, наконец, данные, что возможен рост Nitrosomonas и Nitrobacter на среде с глюкозой в диализируемых условиях, которые обеспечивают удаление продуктов ее метаболизма, оказывающих ингибиторное действие на данные микроорганизмы. На основании этого делается вывод о способности нитрифицирующих бактерий переключаться на гетеротрофный образ жизни. Однако для окончательных выводов необходимо большее число экспериментов. Важно прежде всего выяснить, как долго нитрифицирующие бактерии могут расти в гетеротрофных условиях при отсутствии специфических окисляемых субстратов.

Хемоавтотрофные нитрифицирующие бактерии имеют широкое распространение в природе и встречаются как в почве, так и в разных водоемах. Осуществляемые ими процессы могут происходить весьма в крупных масштабах и имеют существенное значение в круговороте азота в природе. Раньше считали, что деятельность нитрификаторов всегда способствует плодородию почвы, поскольку они переводят аммоний в нитраты, которые легко усваиваются растениями, а также повышают растворимость некоторых минералов. Сейчас, однако, взгляды на значение нитрификации несколько изменились. Во-первых, показано, что растения усваивают аммонийный азот и ионы аммония лучше удерживаются в почве, чем нитраты. Во-вторых, образование нитратов иногда приводит к нежелательному подкислению среды. В-третьих, нитраты могут восстанавливаться в результате денитрификации до N_2, что приводит к обеднению почвы азотом.

Следует также отметить, что наряду с нитрифицирующими хемоавтотрофными бактериями известны гетеротрофные микроорганизмы, способные вести близкие процессы. К гетеротрофным нитрификаторам относятся некоторые грибы из рода Fusarium и бактерии таких родов, как Alcaligenes, Corynebacterium, Achromobacter, Pseudomonas, Arthrobacter, Nocardia.

Показано, что Arthrobacter sp. окисляет в присутствии органических субстратов аммоний с образованием гидроксиламина и далее нитритов и нитратов. Кроме того, может образовываться гидроксамовая кислота. У ряда бактерий выявлена способность осуществлять нитрификацию органических азотсодержащих соединений: амидов, аминов, оксимов, гидроксаматов, нитросоединений и др. Пути их превращения представляют следующим образом:

$$
\begin{array}{ccccc}
R{-}NH_2 \rightarrow & R{-}NHOH & \rightarrow & R{-}[NO] & \rightarrow \\
 & \downarrow\uparrow & & \downarrow\uparrow & \\
 & NH_2OH & & [NOH] & \\
\end{array}
$$

$$
\begin{array}{l}
\rightarrow R{-}NO_2 \rightarrow NO_3^- \\
\qquad \downarrow \\
\qquad NO_2^-
\end{array}
$$

Размеры гетеротрофной нитрификации в некоторых случаях бывают довольно большие. Кроме того, при этом образуются некоторые продукты, обладающие токсичным, канцерогенным, мутагенным действием и соединения с химиотерапевтическим эффектом. Поэтому исследованию данного процесса и выяснению его значения для гетеротрофных микроорганизмов сейчас уделяют значительное внимание.

ВОДОРОДНЫЕ БАКТЕРИИ

Окислять молекулярный водород могут микроорганизмы, относящиеся к разным таксономическим группам. Среди них есть строгие анаэробы, факультативные анаэробы и облигатные аэробы. К анаэробным микроорганизмам, окисляющим H_2, принадлежат многие фототрофные и метанобразующие бактерии, некоторые представители десульфатирующих бактерий (Desulfovibrio desulfuricans) и клостридий (Clostridium aceticum, C. pasteurianum). К факультативным анаэробам и аэробам, обладающим таким свойством, относятся Escherichia coli, Paracoccus denitrificans, Streptococcus faecalis и некоторые представители: Bacillus, Pseudomonas, Alcaligenes, Acetobacter, Azotobacter, Mycobacterium, Nocardia, Proteus, а также отдельные виды сине-зеленых и зеленых водорослей.

Однако далеко не все из перечисленных микроорганизмов растут за счет окисления молекулярного водорода в автотрофных условиях и сохраняют эту способность в течение длительного времени. Такая возможность имеется у фототрофных бактерий, но для этого им необходим источник энергии в виде света, а H_2 служит только донором водорода (Н-донором) при фотоассимиляции углекислоты и в других конструктивных процессах. Для десульфатирующих бактерий молекулярный водород может являться энергетическим субстратом и обеспечивать восстановление углекислоты. Но наряду с углекислотой эти микроорганизмы требуют наличия готовых органических соединений. Следовательно, к автотрофам они не относятся. Аналогичным образом, видимо, используют молекулярный водород и метанобразующие бактерии.

Таким образом, микроорганизмов, использующих как источник энергии молекулярный водород и как единственный источник углекислоту, не так много, причем большинство растет в аэробных условиях и окисляет H_2 с использованием O_2. Такие микроорганизмы принято называть водородными бактериями или бактериями гремучего газа. Первые описания их были даны одновременно Лебедевым и Казерером в 1906 г., хотя биологическая природа процесса окисления молекулярного водорода в почве была установлена несколько раньше.

Вскоре после открытия автотрофных водородокисляющих микроорганизмов Орла-Иенсен ввел для них название Hydrogenomonas, которое до последнего времени широко применяется. Однако как самостоятельная таксономическая единица этот род сейчас не принимается. На основании изучения свойств разных представителей гидрогеномонад, проведенного в последнее время под руководством Р. Стениера, предлагается часть из них отнести к роду Pseudomonas, а часть — к роду Alcaligenes. И те и другие водородокисляющие автотрофные бактерии представляют собой бесспоровые грамотрицательные палочки (0,3—0,7 × 0,8—2,9 *мкм*). Но у бактерий, причисляемых к роду Pseudomonas, жгутики расположены полярно или субполярно, тогда как представители рода Alcaligenes относятся к перитрихам, хотя количество жгутиков бывает весьма ограниченным (дегенеративно-перитрихиальный тип жгутикования).

К псевдомонадам, способным окислять молекулярный водород и расти в автотрофных условиях, принадлежат следующие виды: Pseudomonas flava, Ps. palleronii, Ps. facilis, Ps. saccharophila, Ps. ruhlandii. Водородные бактерии, включенные в род Alcaligenes, представлены A. europhus и A. paradoxus. Кроме этих микроорганизмов, известны и другие, растущие в автотрофных условиях за счет окисления молекулярного водорода. К ним принадлежат некоторые представители рода Nocardia (N. opaca) и другие грамположительные бактерии.

На минеральной среде в присутствии H_2 и CO_2 растет, но медленно Paracoccus denitrificans, ранее известный под названием Micrococcus denitrificans. Этот грамотрицательный кокковидный микроорганизм интересен тем, что является факультативным анаэробом. В отсутствие воздуха он восстанавливает нитраты, нитриты и закись азота (N_2O) с образованием молекулярного азота, используя эти соединения как акцепторы электронов вместо O_2. Однако в анаэробных условиях рост P. denitrificans происходит только в присутствии органических субстратов, хотя способность окислять молекулярный водород сохраняется.

Наконец, следует отметить, что молекулярный водород используют все микроорганизмы, способные окислять окись углерода. К таковым принадлежат недавно выделенные в лаборатории Г. А. Заварзина бактерии, названные Selliberia carboxydohydrogena. Это мелкие, подвижные, палочковидные, иногда изогнутые формы (0,3 × 0,6—1,2 *мкм*), образующие розетки. Рост культур возможен в аэробных условиях в присутствии CO и CO_2 или H_2 и CO_2.

Водородные бактерии растут на простых синтетических средах, содержащих в качестве источника азота соли аммония, нитраты, мочевину, некоторые аминокислоты, производные пуринов. Источником серы обычно служат сульфаты. Кроме солей фосфора, магния, калия, кальция, в среды добавляют микроэлементы, в число которых входят железо и никель. Для забуферивания среды вносят бикарбонат. Это

помогает поддерживать значение pH на уровне (6,5—7,5), обеспечивающем достаточно быстрый рост культур. Оптимальная температура для роста разных видов и штаммов 28—35 °С. Известен лишь один представитель, описанный под названием Hydrogenomonas thermophiles, для которого оптимальная температура около 50 °С.

Рост водородных бактерий в автотрофных условиях зависит от снабжения их углекислотой, водородом и кислородом. При составлении газовых смесей учитывают потребление бактериями отдельных компонентов, а также чувствительность разных представителей водородных бактерий к молекулярному кислороду. Обычно применяемые газовые смеси содержат 10% CO_2, 10—30% O_2 и 60—80% H_2. Окисление молекулярного водорода кислородом воздуха отражает уравнение

$$H_2 + {}^1/_2 O_2 \rightarrow H_2O, \ \Delta F = -23{,}5 \cdot 10^4 \text{ дж}.$$

Однако, судя по потребляемым газам, общий результат процесса с учетом использования части водорода на восстановление углекислоты отвечает уравнению

$$6H_2 + 2O_2 + CO_2 \rightarrow [CH_2O] + 5H_2O,$$

где (CH_2O) — условное обозначение образующихся органических веществ.

Способность водородных бактерий и других микроорганизмов окислять молекулярный водород связана с наличием у них водородактивирующей системы, называемой гидрогеназой.

Окисление водорода с получением энергии в виде АТФ происходит через электрон-транспортную цепь, компонентами которой, по имеющимся данным, являются НАД, флавопротеиды (ФП), цитохромы и, возможно, хиноны (X):

$$H_2 \rightarrow \text{НАД} \rightarrow \text{ФП} \rightarrow \text{цит. } b(X?) \rightarrow \text{цит. } c \rightarrow$$
$$\rightarrow \text{цит. } a + a_3 \rightarrow O_2$$

Однако у разных представителей водородных бактерий могут быть некоторые различия как в составе переносчиков электронов, так и в возможных путях переноса электронов от молекулярного водорода на кислород. Эффективность использования энергии может достигать 30%.

Ассимиляция углекислоты водородными бактериями, как и у других хемоавтотрофов, происходит в основном при участии пентозофосфатного восстановительного цикла углерода (цикла Кальвина). Кроме того, происходит фиксация углекислоты на фосфоенолпирувате, который легко образуется из фосфоглицерата. Продукт реакции — щавелевоуксусная кислота — может включаться в цикл трикарбоновых кислот, обеспечивая образование других органических кислот, необходимых для синтеза аминокислот и порфириновых компонентов клеток.

Помимо образования из CO_2 основных соединений клеток, водородные бактерии могут синтезировать из нее большие количества (50% и более от сухой биомассы) поли-β-оксибутирата, который является запасным продуктом. Образованию этого полимера способствует недостаток в среде азота, серы, фосфора, а также дефицит кислорода. Кроме поли-β-оксибутирата, водородные бактерии накапливают полифосфаты.

В отличие от большинства нитрифицирующих бактерий, а также некоторых тионовых бактерий, все известные представители водородных бактерий хорошо растут на органических средах в отсутствие молекулярного водорода. При этом органические соединения служат для них энергетическими субстратами и основными источниками углерода. К числу органических соединений, используемых разными представителями водородных бактерий, относятся глюкоза, глюконат, ацетат, фумарат, сукцинат, лактат, β-оксибутират, малат, пируват, аспартат, глутамат, аланин и фенилаланин.

В отношении использования других органических соединений, например сахаров и спиртов, отдельные представители проявляют большие или меньшие различия.

Переключение водородных бактерий на гетеротрофный образ жизни, как правило, снижает их способность окислять молекулярный водород и фиксировать углекислоту. Первое обусловлено тем, что в присутствии органических соединений происходит подавление синтеза гидрогеназной системы, а второе связано с репрессией синтеза рибулезодифосфаткарбоксилазы, которая участвует в фиксации углекислоты через цикл Кальвина. Однако не все органические субстраты и не у всех водородных бактерий действуют на эти процессы одинаково.

Показано также, что молекулярный водород может оказывать существенное влияние на использование этими микроорганизмами некоторых органических субстратов. Ингибиция потребления водородными бактериями органических соединений в присутствии H_2 получила название «водородного эффекта». Он проявляется, например, в отношении использования водородными бактериями фруктозы и обусловлен подавлением синтеза ферментов, участвующих в ее разложении. Кроме того, H_2 может ингибировать активность некоторых ферментов.

Выше отмечалось, что водородные бактерии принимают активное участие в окислении водорода в природных условиях, где он может образовываться в результате деятельности определенных групп микроорганизмов. Культуры

этих бактерий легко получить из почвы и многих водоемов, где идет разложение органических веществ. В настоящее время водородные бактерии привлекают к себе большое внимание в связи с такими практическими задачами, как получение дешевого пищевого и кормового белка, а также для регенерации атмосферы в замкнутых системах. Обе эти проблемы весьма актуальны, в частности в связи с развитием космических полетов. По сравнению с другими автотрофными микроорганизмами водородные бактерии характеризуются высокой скоростью роста и могут давать большие урожаи биомассы. Установлено также, что белки водородных бактерий полноценны по аминокислотному составу и усваиваются животными. Необходимые для развития водородных бактерий компоненты, а именно водород и кислород, получают в результате электролиза воды. Что касается источников углерода и азота, то они также легко доступны и могут быть продуктами отходов, которые подлежат удалению.

Помимо практических задач, изучение водородных бактерий представляет большой интерес для понимания особенностей автотрофов и регуляции их метаболизма.

СЕРОБАКТЕРИИ И ТИОНОВЫЕ БАКТЕРИИ

Давно известно, что в сероводородных источниках и других водоемах, содержащих сероводород, как правило, встречаются в большом количестве неокрашенные микроорганизмы, в клетках которых обнаруживаются капли серы. В местах, где концентрация сероводорода сравнительно невелика (меньше 50 *мг/л*), такие микроорганизмы, получившие название бесцветных серобактерий, часто образуют массовые скопления в виде пленок, белых налетов и других обрастаний. С. Н. Виноградский (1887) доказал, что сера, откладываемая в клетках одного из типичных представителей серобактерий, а именно Beggiatoa, образуется из сероводорода и может окисляться этим микроорганизмом до серной кислоты. Для исследований им был применен оригинальный метод микрокультуры, который позволяет менять среду и проводить наблюдения за живым объектом в течение длительного времени. Результаты опытов с Beggiatoa, как уже указывалось выше, послужили основой для развития С. Н. Виноградским концепции о существовании микроорганизмов, способных к хемоавтотрофному образу жизни. Однако, как это ни странно, такая возможность для большинства бесцветных серобактерий до сих пор не выяснена. Объясняется это тем, что большинство относимых к ним микроорганизмов не удалось еще культивировать в лабораторных условиях в виде чистых культур. Поэтому четких выводов относительно их физиологии и биохимических свойств сделать нельзя. Но обычно такие микроорганизмы рассматривают в числе бактерий, окисляющих восстановленные соединения серы.

В систематическом отношении бесцветные серобактерии, видимо, гетерогенная группа и далеко не все из описанных видов и даже родов можно считать твердо установленными. На основании особенностей морфологии Г. А. Заварзин (1972) подразделяет бесцветные серобактерии следующим образом:

1. Нитчатые формы. К ним относятся микроорганизмы следующих родов: Beggiatoa, Thiospirillopsis, Thioploca, Thiothrix, Thiospirillum, Thiodendron. У представителей первых четырех родов клетки образуют трихомы. Наиболее известны из них Beggiatoa и Thiothrix. Основное отличие их состоит в том, что у Beggiatoa трихомы свободные и способны к скользящему (ползающему) типу движения, а у Thiothrix трихомы прикрепляются к субстрату слизистым диском и клетки у основания более крупные. Образуют гормогонии. Описано шесть видов Beggiatoa (B. alba, B. arachnoidea, B. leptomitiformis, B. minima, B. gigantea, B. mirabilis) и семь видов Thiothrix (T. nivea, T. tenuis, T. tenuissima, T. vouki, T. longiartisulata, T. anulata, T. marina), отдельные представители которых различаются по диаметру трихома. Так у разных видов Beggiatoa диаметр трихома варьирует от 1 до 55 *мкм*, а у Thiothrix — от 0,5 до 30 *мкм*, причем отдельные клетки могут быть весьма большими (до 33 *мкм* в длину).

У представителей рода Thioploca, которых известно четыре вида (T. schmidlei, T. ingrica, T. minima, T. mixta), имеется толстый слизистый чехол, в который могут быть заключены несколько свободных трихомов, способных к движению.

Thiospirillopsis также образует свободные трихомы со скользящим движением, но, в отличие от Beggiatoa, они изогнуты в виде спирали. Известен один вид — T. floridana. У Thiospirillum pistiense клетки изогнуты и объединены в цепочки, причем в результате вращения отдельные нити могут переплетаться друг с другом. Сера обнаруживается на поверхности пучков нитей.

Своеобразной морфологией характеризуется микроорганизм, описанный Б. В. Перфильевым, под названием Thiodendron latens. Бактерии образуют очень тонкие нити, лишь на концах которых бывают видны вибрионоподобные клетки со жгутиками. По этим признакам они похожи на микроорганизмы, относимые к Metallogenium.

2. Одноклеточные формы с крупными (около 10 *мкм*) клетками. Таковы Achromatium, Thiovulum и Macromonas. Типовым видом Achromatium является A. oxaliferum. Клетки этого микроорганизма овальные и, кроме капель серы, часто содержат карбонат кальция. Размеры их составляют 10—18 × 30—40 *мкм*. Делятся перетяжкой. При соприкосновении с субстратом наблюдается медленное кувыркающееся движение, хотя жгутиков нет.

У Thiovulum клетки округлые или овальные, 5—25 *мкм* в диаметре. Размножаются делением. Имеют жгутики: жгутикование перитрихиального типа. В клетках обнаружена развитая система мембран.

К роду Macromonas относят два вида — M. mobilis и M. bipunctata. Это цилиндрические, иногда изогнутые микроорганизмы размером 3—8 × 8—30 *мкм*. Более крупный первый вид. Кроме серы, иногда содержат карбонат кальция. Делятся перетяжкой. Похожи на Achromatium, но имеют по одному толстому жгутику.

3. Одноклеточные формы с более мелкими клетками. Такие микроорганизмы объединяют в два рода — Thiospira и Thiobacterium.

Представители Thiospira изучены очень мало, хотя описано несколько видов (T. winogradskyi, T. bipunctata, T. elongata, T. undula). Все они имеют извитую форму клеток со жгутиками. Наиболее крупным видом является T. winogradskyi. Размеры этой бактерии составляют 2,0—3,5 × 3,5—5,0 *мкм*.

Род Thiobacterium включает три вида — T. bovista, T. cristallyferum, T. retiformans. Это неподвижные мелкие палочки, окруженные слизистыми капсулами; способны образовывать зооглеи. Отложение серы в клетках обнаружено только у T. bovista.

По морфологии, характеру движения, способу размножения и строению клеток ряд представителей бесцветных серобактерий, как многоклеточные, так и одноклеточные (Beggiatoa, Thiothrix, Thiospirillopsis, Thioploca, Achromatium) проявляют большое сходство с синезелеными водорослями. Некоторые исследователи, в частности Прингсхейм (Pringsheim, 1963), рассматривают эти микроорганизмы как бесцветные их варианты. Аналогом Beggiatoa считают сине-зеленую водоросль Oscillatoria, Thiothrix — Rivularia, Thiospirillopsis — Spirulina, а Achromatium похож на Synechococcus. Поскольку сине-зеленые водоросли сейчас причисляют к бактериям, то их сближение с бесцветными серобактериями становится все более обоснованным. Следует также отметить, что у некоторых сине-зеленых водорослей обнаружена способность откладывать в клетках серу, хотя один этот признак мало что дает для систематики микроорганизмов.

Микроорганизмы, относящиеся к бесцветным серобактериям, встречаются и в пресных и в соленых водоемах. Некоторые из них хорошо растут при низкой температуре, другие (Thiospirillum pistiense) развиваются в термальных серных источниках при температуре более 50 °С. Бесцветные серобактерии аэробы. Подвижные формы обладают хемотаксисом и могут перемещаться в места с оптимальным содержанием кислорода и сероводорода. Еще С. Н. Виноградский отметил (1887—1889), что бесцветные серобактерии могут расти в воде, содержащей очень небольшие количества органических веществ, и предполагал поэтому, что они способны усваивать углекислоту. Однако на минеральной среде, содержащей сероводород, удалось выращивать пока в виде чистых культур только Thiovulum majus и некоторые штаммы Beggiatoa. Другие представители микроорганизмов, определенные как Beggiatoa, оказались способными развиваться только на органических средах, содержащих сенной отвар, пептон, мясной экстракт, аминокислоты или ацетат. Некоторые проявили потребность в витамине B_{12}. Добавление ацетата и других органических соединений также улучшало рост штаммов Beggiatoa, развивающихся на минеральных средах. При наличии ацетата в клетках отмечалось появление гранул поли-β-оксибутирата. На основании изучения физиологии разных штаммов Beggiatoa Прингсхейм считает, что среди них есть автотрофы, окисляющие сероводород и фиксирующие CO_2, и есть представители, нуждающиеся в органических соединениях. Но и ряд гетеротрофных штаммов Beggiatoa в присутствии органических соединений окисляет сероводород, возможно, с получением энергии, т. е. они являются хемолитогетеротрофами. Однако биология этих микроорганизмов, а еще в большей степени других бесцветных серобактерий исследована мало. Особенно заслуживает внимания вопрос о роли сероводорода в их метаболизме.

Наряду с бесцветными серобактериями известны типичные гетеротрофные микроорганизмы, участвующие в окислении сероводорода, молекулярной серы и тиосульфата. К числу таковых относятся представители Bacillus, Pseudomonas, Achromobacter, Sphaerotilus, а также актиномицетов, плесневых грибов (Penicillium luteum, Aspergillus niger), дрожжей и Alternaria. Некоторые из них, в частности нитчатая многоклеточная бактерия Sphaerotilus natans, в присутствии сероводорода откладывает в клетках серу. Другие (Pseudomonas aeruginosa, Ps. fluorescens, Achromobacter stuzeri) способны окислять тиосульфат до тетратионата ($Na_2S_4O_6$). Отмечено также образование политионатов и сульфата при воздействии

смешанных культур гетеротрофных микроорганизмов на элементарную серу. Механизм окисления и биологическое значение этого процесса для гетеротрофов остаются не выясненными.

Сероводород и другие соединения серы окисляют большинство фототрофных бактерий, причем многие из них являются автотрофами. Для этих микроорганизмов восстановленные соединения серы служат Н-донорами при ассимиляции углекислоты и в других процессах, а источником энергии является свет. В отличие от этого большинство так называемых тионовых бактерий — типичные хемоавтотрофы, т. е. они используют восстановленные соединения серы не только как Н-доноры, но и в качестве источников энергии и способны расти на чисто минеральных средах, ассимилируя углекислоту. Такие бактерии были впервые выделены из воды Неаполитанского залива (Натансон, 1902) и получили название Thiobacillus (Бейеринк, 1904). К настоящему времени описано много видов автотрофных тиобацилл, выделенных из разных водоемов, почвы, а также из месторождений серы и разных металлов.

На основании некоторых, главным образом физиологических, особенностей (способность окислять различные соединения серы и другие неорганические субстраты, использовать органические соединения, расти в зависимости от значений pH среды, отношение к кислороду и др.) выделяют значительное число видов тиобацилл. Из них считаются наиболее твердо установленными следующие: Thiobacillus thioparus, T. thiooxidans, T. denitrificans, T. thiocyanoxidans, T. neapolitanus, T. intermedius, T. novellus, T. ferrooxidanas. Все эти микроорганизмы растут на простых минеральных средах, куда часто вносят бикарбонат. Источником азота обычно служат соли аммония. Некоторые виды и штаммы способны ассимилировать как источники азота нитраты. Показана также способность отдельных представителей использовать мочевину и аминокислоты. Штаммы, выделенные из соленых водоемов, требуют для роста хлористого натрия, причем известны галофилы, способные расти в насыщенном растворе NaCl. Оптимальная температура для роста большинства выделенных микроорганизмов рода Thiobacillus около 30 °C. Однако в природных условиях они встречаются в термальных источниках при температуре до 55 °C. Недавно выделена чистая культура Thiobacillus sp. с оптимумом для роста при 50 °C.

По отношению к кислотности среды тиобациллы подразделяются на организмы, хорошо растущие при нейтральной или даже щелочной реакции, и виды, являющиеся ацидофильными, т. е. развивающиеся в кислой среде и выдерживающие очень низкое значение pH.

К первой группе относятся такие виды, как: T. thioparus, T. denitrificans, T. novellus, T. thiocyanoxidans, T. neapolitanus. Для этих микроорганизмов оптимальное значение pH приходится на область 6,0—9,0, а зона значений pH, при которых возможен их рост,— от 3,0—6,0 до 10,0—11,0, причем для разных видов и штаммов оптимальные значения pH и область активной кислотности, в которой наблюдается их рост, могут заметно различаться.

Ко второй группе принадлежат T. thiooxidans, T. ferroxidans, T. intermedius. Для этих микроорганизмов оптимальное значение pH 2,0—4,0, а рост возможен при pH от 0,5—2,0 до 5,0—7,0. Наиболее ацидофильными организмами являются два первых вида. Обе эти бактерии растут при значениях pH не более 5,0. В то же время показано, что T. thiooxidans сохраняет жизнеспособность при значении pH, близком к 0, что соответствует 1,0 н. раствору серной кислоты. Это, пожалуй, самый ацидофильный микроорганизм, который известен исследователям.

Большинство тионовых бактерий растет только в присутствии кислорода, хотя рост некоторых представителей возможен при низком его содержании. Но известны и факультативные анаэробы. К ним относится T. denitrificans. В аэробных условиях эти бактерии ведут окислительные процессы с участием молекулярного кислорода, в анаэробных переключаются на денитрификацию и восстанавливают нитраты до молекулярного азота. Интересно отметить, что ассимилировать нитраты как источники азота T. denitrificans, подобно Paracoccus denitrificans, не может и требует для роста в качестве источника азота аммония.

Тионовые бактерии способны окислять такие соединения серы, как сероводород, сульфиды, сульфит, тиосульфат, тетратионат, тиоцианат (роданид), дитионит, а также молекулярную серу, с образованием при полном их окислении сульфатов. Однако способности отдельных видов не вполне одинаковы. Кроме того, не всегда легко установить, какие именно соединения серы окисляются биологическим путем, так как многие из них неустойчивы при низком значении pH и могут также окисляться кислородом воздуха.

Все виды, растущие при нейтральной и щелочной реакции среды, как правило, окисляют сероводород, серу и тиосульфат. Характерным признаком T. thiocyanoxidans является способность окислять роданид. На этом основании его выделяют в отдельный вид, так как по другим признакам этот микроорганизм похож на T. thioparus. Такую ацидофильную бактерию, как T. thiooxidans, культивируют обычно на среде, содержащей молекулярную серу. Воп-

рос о способности данного вида окислять сероводород и другие соединения серы окончательно не решен, так как в кислых условиях эти соединения неустойчивы. В отношении T. ferroxidans есть данные, что эти бактерии могут окислять как молекулярную серу, так и различные ее соединения, а именно: сероводород, тиосульфат, дитионит, тетрасульфат, сульфит. Кроме того, T. ferroxidans активно участвует в окислении сульфидов тяжелых металлов, которые нерастворимы в воде. К ним относятся такие минералы, как пирит (FeS_2), халькопирит ($CuFeS_2$), антимонит (SbS_2), халькозин (Cu_2S), кавеллин (CuS), пирротин (FeS), реальгар (AsS), виоларит (Ni_2FeS_4) и др. Остальные тионовые бактерии или такой возможностью не обладают, или она выражена слабо.

Отличительным свойством T. ferroxidans является также способность окислять закисное железо в окисное. На этом основании данные бактерии могут рассматриваться как железобактерии, хотя относятся к роду Thiobacillus.

Как уже отмечалось выше, конечным продуктом окисления тионовыми бактериями молекулярной серы и различных ее соединений является сульфат. Если процесс идет таким образом, т. е. происходит полное окисление исходного субстрата, то результаты его отражают следующие уравнения.

При окислении сероводорода:

$$H_2S+{}^1/_2O_2 \rightarrow H_2O+S^0,\ \Delta F=-17{,}2\cdot10^4\ \textit{дж}.$$

При окислении серы и тиосульфата в аэробных условиях:

$$S^0+{}^1/_2O_2+H_2O \rightarrow H_2SO_4,\ \ \Delta F=-49{,}8\cdot10^4\ \textit{дж},$$

$$S_2O_3^{2-}+2O_2+H_2O \rightarrow 2SO_4^{2-}+2H^+,$$
$$\Delta F=-88{,}6\cdot10^4\ \textit{дж}.$$

При окислении серы и тиосульфата T. denitrificans в анаэробных условиях за счет использования нитратов:

$$5S+6KNO_3+4NaHCO_3 \rightarrow$$
$$\rightarrow 2Na_2SO_4+3K_2SO_4+2CO_2+3N_2$$
$$5Na_2S_2O_3+8KNO_3+2NaHCO_2 \rightarrow$$
$$\rightarrow 6Na_2SO_4+4K_2SO_4+4N_2+CO_2+H_2O,$$
$$\Delta F=-75{,}2\cdot10^4\ \textit{дж}.$$

При окислении T. thiocyanoxidans роданида:

$$CNS^-+H_2O \rightarrow HCNO+HS^-$$
$$\underline{HCNO+H_2O \rightarrow CO_2+NH_3}$$
$$CNS+2O_2+2H_2O \rightarrow SO_4^{2-}+NH_4^++CO_2,$$
$$\Delta F=-92{,}4\cdot10^4\textit{дж}.$$

Однако нередко окисление идет не до конца, и в среде обнаруживаются различные не полностью окисленные продукты. Так при окислении сероводорода иногда появляется молекулярная сера, обнаружены также тиосульфат и политионаты. При окислении бактериями молекулярной серы констатировали появление тиосульфата и политионатов. Окисление тиосульфата также часто сопровождается образованием политионатов (тритионата, тетратионата, пентатионата) и элементарной серы. К числу не полностью окисленных продуктов относится и сульфит. Но не все из этих соединений могут являться результатом ферментативных процессов и действительно относятся к промежуточным продуктам окисления бактериями исходного субстрата. Некоторые из них образуются, видимо, чисто химическим путем или в результате побочных биологических реакций. Поэтому выяснение путей окисления микроорганизмами различных соединений серы весьма сложно, и далеко не все реакции до сих пор выяснены.

Очень мало еще данных о природе первого этапа превращения сульфида и не выяснено до конца, является сера прямым или побочным продуктом его окисления.

Весьма сложен вопрос об использовании бактериями элементарной серы, причем он имеет два аспекта: каким образом микроорганизмы воздействуют на это нерастворимое в воде вещество и как происходит сам процесс окисления.

В отношении механизма воздействия тиобацилл на серу существуют две точки зрения.

1. Для окисления бактериями серы необходим непосредственный контакт ее с клетками.

2. Сера используется бактериями после предварительного растворения в веществах липидной природы, выделяемых ими в среду.

При росте T. thiooxidans на среде с молекулярной серой в среде обнаруживаются фосфолипиды. По одним данным — это фосфатидилинозит, по другим — несколько иные соединения (фосфатидил-N-метилэтанол, фосфатидилглицерин, дифосфатидилглицерин), причем их накопление совпадает с фазой активного роста культур. Тем не менее считать доказанным второе предположение нельзя. Вполне вероятно, что для окисления серы бактериями важен и контакт ее с клетками, и выделение ими определенных веществ, которые «смачивают» серу.

Что касается пути окисления серы, то данные также довольно разноречивы. Наиболее вероятной считается следующая схема, которая приемлема также для окисления сероводорода:

$$\begin{array}{ccccc} S^{2-} \rightleftarrows X & \rightarrow & SO_3^{2-} & \rightarrow & SO_4^{2-} \\ \downarrow\uparrow & & \Big\downarrow +S^0 & & \\ S^0 & & S_2O_3^{2-} & & \end{array}$$

Предполагается, что X либо производное глутатиона, с которым реагирует сероводород

или сера, либо тиол, связанный с мембранами клеток. Образование тиосульфата рассматривается как неферментативный процесс, который может идти без участия бактерий.

Большое число исследований посвящено изучению окисления тиосульфата. Данные опытов, проведенных с целыми клетками и бесклеточными препаратами разных видов тиобацилл, позволяют считать, что начальный этап превращения тиосульфата может быть связан либо с его восстановлением под действием редуктазы с образованием сероводорода и сульфита:

$$S_2O_3^{2-} \xrightarrow{+2e^-} \begin{cases} S^{2-} \rightarrow S^0 \\ SO_3^{2-} \rightarrow SO_4^{2-} \end{cases}$$

либо с расщеплением до элементарной серы и сульфита:

$$S_2O_3^{2-} \longrightarrow \begin{cases} S^0 \\ SO_3^{2-} \rightarrow SO_4^{2-} \end{cases}$$

либо, наконец, с окислением до тетратионата и затем превращением в тритионат и сульфит:

$$S_2O_3^{2-} \xrightarrow{-2e^-} S_4O_6^{2-} \rightarrow \begin{cases} S_3O_6^{2-} \\ SO_3^{2-} \rightarrow SO_4^{2-} \end{cases}$$

Предполагают, однако, что последний путь превращения тиосульфата не является основным. Что касается расщепления тиосульфата с образованием сульфита, то такую реакцию может осуществлять родоназа, связывающая серу в виде тиоцианата:

$$S_2O_3^{2-} + CN^- \rightarrow SO_3^{2-} + CNS^-$$

Она широко распространена не только у тионовых и других бактерий, но также у животных. Однако участвует ли этот фермент в метаболизме тиосульфата тионовыми бактериями, окончательно не установлено.

Значительно более исследован путь окисления сульфита. Работами, проведенными в лаборатории Пека с T. thioparus, показано, что сульфит взаимодействует с аденозинмонофосфатом (АМФ), что приводит к образованию соединения, называемого аденилилсульфатом или аденозинфосфосульфатом (АФС). На следующем этапе происходит реакция между АФС и неорганическим фосфатом (Фн) с образованием аденозиндифосфата (АДФ) и освобождением свободного сульфата:

$$2SO_3^{2-} + 2АМФ \rightarrow 2АФС + 2e$$
$$2АФС + 2Ф_н \rightarrow 2АДФ + 2SO_4^{2-}$$

В результате действия фермента аденилаткиназы две молекулы АДФ могут превращаться в АТФ и снова давать АМФ:

$$2АДФ \rightarrow АТФ + АМФ$$

Таким образом, данный путь окисления сульфита связан с получением энергии (АТФ) в результате так называемого субстратного фосфорилирования. В то же время процесс окисления сульфита может сопровождаться передачей электронов в дыхательную цепь, функционирование которой сопряжено с синтезом АТФ.

Для ряда тионовых бактерий, в том числе T. thioparus, показано, что окисление сульфита возможно и без образования АФС, в результате действия сульфитокисляющего фермента, который обеспечивает передачу электронов в дыхательную цепь на уровне цитохромов:

$$SO_3^{2-} + 2цит.\ Fe^{3+} + H_2O \rightarrow SO_4^{2-} + $$
$$+ 2\ цит.\ c\ Fe^{2+} + 2H^+$$

Не исключено, что у одного и того же организма могут функционировать разные пути окисления сульфита и других соединений серы, и значение того или иного зависит от условий среды и других факторов. На основании имеющихся к настоящему времени данных окисление тионовыми бактериями разных соединений серы можно представить следующей обобщенной схемой (рис. 139).

Что касается компонентов электрон-транспортных систем тионовых бактерий, то, по всем данным, в состав их у разных видов всегда входят цитохромы типа *c*. Обнаружены также цитохромы типа *b* и, видимо, его вариант, называемый цитохромом *o*, а у некоторых представи-

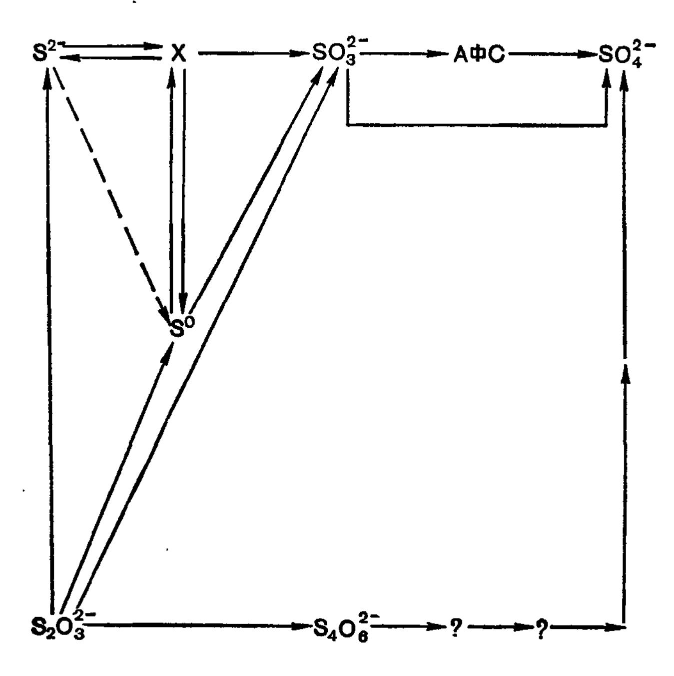


Рис. 139. Пути окисления соединений серы тионовыми бактериями.

телей — цитохромы *a* и *d*. Кроме того, в электрон-транспортную систему входят, видимо, флавопротеиды и убихиноны. Но дыхательная цепь тионовых бактерий, обеспечивающая передачу электронов на кислород, как и у нитрифицирующих бактерий, сравнительно короткая, так как окисляемые субстраты имеют довольно высокий окислительно-восстановительный потенциал. Поэтому для данных микроорганизмов важное значение имеет энергозависимый перенос электрона против термодинамического градиента (обратный перенос электрона). Он обеспечивает образование восстановленного НАД, необходимого для ассимиляции углекислоты и других конструктивных процессов. Следует также отметить, что компоненты электрон-транспортных систем и пути переноса электронов не только могут иметь определенные различия у разных представителей тионовых бактерий, но и зависеть от характера окисляемого субстрата. Поэтому обобщенная схема (рис. 140) весьма условна.

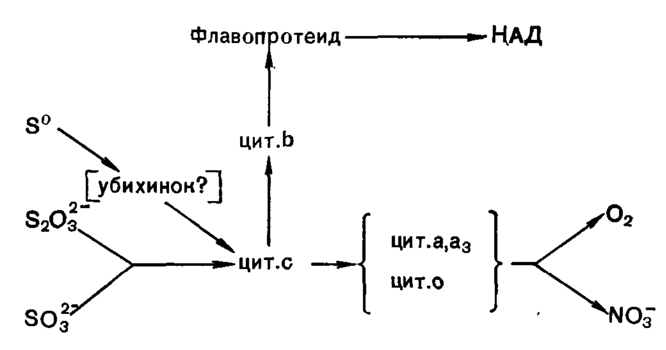


Рис. 140. Пути переноса электронов у тионовых бактерий при окислении разных соединений серы.

По расчетам разных авторов, эффективность использования тионовыми бактериями свободной энергии составляет от 2 до 37%. Как и другие хемоавтотрофы, тионовые бактерии ассимилируют углекислоту в основном через цикл Кальвина (см. главу «Фототрофные бактерии»). Но они обладают также способностью осуществлять другие реакции карбоксилирования, которые имеют важное значение для образования некоторых метаболитов.

Разнообразно отношение тионовых бактерий к органическим соединениям. Ряд представителей этих микроорганизмов, а именно: T. thioparus, T. thiooxidans, T. thiocyanoxidans, T. denitrificans, T. neapolitanus, способны ассимилировать некоторые органические соединения, в частности ацетат, пируват, отдельные аминокислоты, включая их углерод в белки и другие компоненты клеток, но в ограниченной степени. Так, например, углерод ацетата в клетках T. thioparus может составлять около 9%, сукцината — до 11%, а пирувата — около 2,5%. В отсутствие неорганических восстановленных соединений серы эти микроорганизмы не растут или рост их наблюдается в специфических условиях и медленный. Так, есть данные, что можно получить рост культур T. thioparus, T. thiooxidans, T. denitrificans, T. neapolitanus на среде с глюкозой в диализируемых культурах. Объясняют это тем, что необходимо постоянно удалять из среды продукты метаболизма глюкозы в виде кетокислот (пирувата и, возможно, других), которые ингибируют рост тиобацилл.

Такой организм, как T. intermedius, не растет на средах с глюкозой или глутаматом без дрожжевого автолизата, но добавление этих соединений или дрожжевого автолизата к минеральной среде с тиосульфатом заметно ускоряет рост культур и увеличивает биомассу. При этом бактерии большую часть углерода клеток строят из органических субстратов. Фиксация углекислоты резко снижается из-за подавления синтеза рибулезодифосфаткарбоксилазы — ключевого фермента цикла Кальвина. Снижается также скорость окисления тиосульфата.

Есть и такие представители тиобацилл, которые легко переключаются с автотрофного на гетеротрофный образ жизни и рост их на органических средах не зависит от наличия восстановленных соединений серы. К ним принадлежат T. novellus и другие близкие организмы, которые способны хорошо расти на средах с разными сахарами, спиртами, органическими кислотами и аминокислотами. При этом некоторые органические соединения (глюкоза, лактат, глицерин, пируват) полностью подавляют способность T. novellus окислять тиосульфат, тогда как другие (сукцинат, цитрат, аланин, глутамат) почти не оказывают действия. Показано также, что в результате роста на среде с глутаматом активность рибулезодифосфаткарбоксилазы у T. novellus составляет менее 1% от активности в клетках, выросших на минеральной среде.

Таким образом, возможность автотрофной фиксации углекислоты почти утрачивается, хотя способность бактерий окислять тиосульфат сохраняется.

Описаны, наконец, тионовые бактерии, которые вообще растут только на органических средах. Однако их рост в таких условиях ускоряется в присутствии тиосульфата, который они окисляют до сульфата, видимо, с получением энергии, т. е. ведут себя как хемолитогетеротрофы. К таким организмам принадлежит T. permetabolis. К числу тионовых бактерий иногда относят и T. trautweinii, который также проявляет способность окислять тиосульфат, но растет только на органических

средах. Однако полагают, что для данных бактерий, как и для некоторых других гетеротрофов, окисление тиосульфата не имеет существенного биологического значения, а является побочной реакцией.

Таким образом, среди тионовых бактерий есть организмы с разными потенциями к автотрофному и гетеротрофному образу жизни. Причина, почему T. permetabolis не растет в автотрофных условиях, видимо, состоит в том, что эти бактерии не образуют рибулезодифосфаткарбоксилазу и не могут фиксировать углекислоту через цикл Кальвина. У T. intermedius, которая хотя и растет на минеральной среде, но медленно, активность этого фермента по сравнению с другими тионовыми бактериями, растущими в автотрофных условиях, слабая. Следовательно, ограниченные способности T. intermedius к росту в автотрофных условиях и отсутствие таковой у T. permetabolis связаны с возможностями этих бактерий использовать углекислоту для образования разных компонентов клеток.

С другой стороны, исследователей давно интересует вопрос, почему некоторые тионовые бактерии и другие автотрофные микроорганизмы (нитрификаторы, фототрофы) проявляют ограниченные возможности использовать в своем метаболизме экзогенные органические соединения и нуждаются, как правило, в специфическом источнике энергии. Причины этого выяснены не до конца. Существуют разные предположения.

Некоторые исследователи считают, что исходные органические субстраты или продукты их метаболизма могут оказывать токсическое действие на определенные виды автотрофов. Но если удалять такие метаболиты, то можно получить рост культур и в гетеротрофных условиях.

Однако экспериментальные данные, подтверждающие эту гипотезу, пока ограничены и нуждаются в дальнейшей проверке.

Второе предположение заключается в том, что для проникновения органических веществ в клетки автотрофов требуется затрата энергии, источником которой служит либо свет (для фотоавтотрофов), либо неорганические окисляемые субстраты (для хемоавтотрофов). Кроме того, облигатная зависимость некоторых автотрофов от восстановленных соединений серы или азота может быть связана с тем, что они используются в конструктивных процессах. Например, известно, что T. neapolitanus ассимилирует серу только в восстановленной форме, так как не обладает способностью к ассимиляционной сульфатредукции, а T. denitrificans нуждается в аммонии не только как в источнике энергии, но и как в источнике азота.

Есть также ряд данных, позволяющих предполагать, что ограниченные возможности некоторых автотрофов использовать органические соединения обусловлены определенными нарушениями ферментных систем, участвующих в их метаболизме. Известно, что многие автотрофные микроорганизмы, которые плохо или совсем не растут на органических средах, не проявляют активности α-кетоглутаратдегидрогеназы. Поэтому полный цикл трикарбоновых кислот, через который происходит окисление ацетата и других органических кислот, у них действовать не может. У некоторых автотрофов (например, у T. neapolitanus) не обнаружена также изоцитрат-лиаза — один из специфических ферментов глиоксилатного цикла. Все это ограничивает использование органических соединений и в конструктивных процессах.

Использование органических соединений может тормозиться низкой активностью ряда ферментов. Например, известно, что у T. denitrificans очень слабая активность малатдегидрогеназы и сукцинатдегидрогеназы. Возможны дефекты и в других ферментных системах. Наиболее вероятным считают, что ограниченные способности некоторых автотрофов использовать органические соединения обусловлены рядом их особенностей, а не каким-нибудь одним свойством. Однако вопрос этот требует дальнейшего детального изучения. На основании имеющихся сейчас данных можно сказать, что все исследованные автотрофы в той или иной степени проявляют способность использовать экзогенные органические соединения, причем в первую очередь как дополнительные источники углерода. Поэтому термин «облигатные автотрофы» по существу не правилен. В действительности к облигатным автотрофам относят организмы, нуждающиеся в свете или неорганических субстратах как источниках энергии и в углекислоте как основном источнике углерода, но способные в ограниченной степени ассимилировать органические соединения. В отличие от этого, так называемые факультативные автотрофы легко переключаются на использование органических соединений в качестве источников энергии и основных источников углерода.

Кроме рассмотренных выше тионовых бактерий, известно несколько других хемоавтотрофов, окисляющих соединения серы.

Так из морского ила недавно выделены подвижные спириллы, клетки которых обычно небольшие (0,2—0,3 × 1,0—4,0 *мкм*), но могут достигать 20—30 *мкм* в длину. Этот микроорганизм, названный Thiomicrospira pelophila, по своей физиологии очень похож на Thiobacillus thioparus. Рост происходит в аэробных условиях на минеральных средах, содержащих

сульфид, серу, тиосульфат или тетратионат. Оптимальное значение pH 6,5—7,5; температуры 28—30 °С.

Еще раньше М. А. Егоровой и З. П. Дерюгиной были описаны спорообразующие бактерии Thiobacillus thermophila из термального источника, которые росли на минеральной среде с сульфидом или тиосульфатом при 55—60 °С.

Выделено также два других автотрофных термофильных микроорганизма. Оба они отнесены к новому роду — Sulfolobus — дольчатых серных бактерий. Один из них, названный Sulfolobus acidocaldaris, растет как в автотрофных условиях, окисляя серу, так и на органических средах при значениях pH от 0,9 до 5,8 (оптимум 2,0—3,0). Рост возможен при 55—85 °С. Оптимальная температура 70—75 °С. Встречается в горячих источниках и окружающей почве. Второй представитель этого рода также выделен из горячего источника с кислой реакцией воды. Оптимальное pH для его роста около 2,0. Максимальная температура, при которой возможен рост, 75 °С, минимальная 45 °С. Рост наблюдается на минеральной среде, содержащей молекулярную серу или двухвалентное железо.

Микроорганизмы, окисляющие неорганические соединения серы, играют весьма существенную роль в процессах их превращения в природе (рис. 5). Особенно важное значение в круговороте серы, видимо, имеют тионовые бактерии, широко распространенные в различных водоемах, почве и в разрушающихся горных породах.

В результате деятельности этих микроорганизмов, а также бесцветных и окрашенных серобактерий происходит окисление значительной части сероводорода и других соединений серы в водоемах. Причем в некоторых случаях имеет место отложение значительного количества серы. Активное окисление серы тионовыми бактериями в почве нашло практическое применение. Для уменьшения щелочности почвы вносят элементарную серу, которая быстро окисляется этими микроорганизмами с образованием серной кислоты.

Так называемое сернокислое выветривание горных пород также обусловлено деятельностью тионовых бактерий и является результатом образования ими серной кислоты. Такова же нередко причина порчи некоторых каменных и металлических сооружений.

Есть основания считать, что наряду с десульфатирующими бактериями, которые восстанавливают сульфаты до сероводорода, тионовые бактерии участвовали в какой-то степени в образовании некоторых месторождений самородной серы, окисляя сульфиды до молекулярной серы. Но эти же микроорганизмы могут являться основной причиной быстрого разрушения серных руд, проводя окисление до конца, т. е. до серной кислоты. Такие процессы, как показано С. И. Кузнецовым и его сотрудниками, нередко имеют место при разработке серных месторождений, когда создаются аэробные условия.

Таким образом, деятельность микроорганизмов, окисляющих серу и различные ее соединения, по своим результатам достаточно разнообразна.

ЖЕЛЕЗОБАКТЕРИИ

Известно значительное число микроорганизмов, прямо или косвенно участвующих в окислении железа. Некоторые из них были открыты еще в середине прошлого века, но до сих пор в виде чистых культур удалось получить лишь немногие. Поэтому сведения о биологии большинства таких форм весьма ограничены и основаны на изучении либо только природного материала, либо накопительных культур.

На основании имеющихся данных можно, однако, заключить, что многие из них являются гетеротрофами. К числу таковых принадлежат микроорганизмы, окисляющие комплексные органические соединения железа. В результате этого железо в виде гидрата окиси откладывается на поверхности клеток. Такие микроорганизмы встречаются и в водоемах, и в почве. К числу водных форм относятся Siderocapsa, Blastocaulis, Neumanniella, Ochrobium и некоторые другие. В почве в разложении гуматов железа, видимо, участвуют почкующиеся бактерии родов Hyphomicrobium, Pasteuria и Seliberia stellata. Описаны также разнообразные по морфологии микроорганизмы, которые, судя по ряду данных, могут окислять неорганические соединения железа в болотах, ручьях, железистых источниках, дренажных трубах, в озерах и других водоемах с образованием охристых осадков. Некоторые встречаются и в почве. Именно такие формы были названы железобактериями. К ним принадлежат представители нитчатых бактерий (Leptothrix, Toxothrix, Crenothrix), а также Gallionella, Siderococcus, Methallogenium. Наиболее широко распространены нитчатые бактерии, называемые Leptothrix ochracea. По описаниям палочковидные клетки этой бактерии собраны в цепочки и окружены влагалищем, где откладывается гидрат окиси железа. Благодаря наличию жгутиков клетки способны к движению и могут покидать влагалище. Обычно встречается в ручьях, у выхода железистых источников на болотах, образуя скопления в виде ржавых пятен.

Хотя еще С. Н. Виноградский (1888) показал, что L. ochracea превращает закисное железо в окисное, способность этих бактерий к автотрофному образу жизни не доказана и все данные о биологии основаны, по существу, на исследовании природного материала. Окончательно не решено даже, является Leptothrix самостоятельным родом или это представители Sphaerotilus, гетеротрофной нитчатой бактерии, которая способна откладывать вокруг клеток окислы железа. Кроме L. ochracea, описан ряд других видов Leptothrix, но сведения о них также весьма ограничены.

Второй организм, который давно привлекает к себе внимание в связи с особенностями морфологии и физиологических свойств, — это Gallionella. Выделяют несколько видов, наиболее известен Gallionella ferruginea. Согласно описаниям Н. Г. Холодного, Gallionella состоит из бобовидных отдельных клеток, которые выделяют с вогнутой стороны гидрат окиси железа, образующего переплетенные нити. Более поздние работы с использованием электронной микроскопии подтвердили, что в культурах Gallionella встречаются вибриоидные клетки со жгутиками. От таких клеток могут отходить стебельки в виде нитей, состоящих из отдельных волокон. Обнаружено также наличие на нитях расширений (мембранных мешков) и мелких округлых телец, похожих на почки. Химические реакции доказывают наличие в нитях белка. Все это говорит о том, что данные образования не являются чисто гидратом окиси железа, а, видимо, имеют «живые элементы». Работы последних лет позволяют предполагать, что под названием Gallionella описаны комплексные культуры, один из компонентов которых, видимо, относится к микоплазмам. Очевидно, вопрос о природе Gallionella будет совсем решен после выделения несомненно чистых культур. Пока таковых не имеется, хотя накопительные культуры получить довольно просто. Для этого используют минеральную среду, содержащую сульфид железа или металлическое железо, и обеспечивают снабжение углекислотой. Тот факт, что Gallionella растет на такой среде и фиксирует $^{14}CO_2$, говорит о возможности ее существования в автотрофных условиях.

Для окончательных выводов необходимы дальнейшие исследования.

Сведения о других микроорганизмах, перечисленных выше, еще более ограничены. Есть основания полагать, что в число железобактерий попало немало микроорганизмов, для которых процесс окисления железа не имеет какого-либо физиологического значения, но они могут концентрировать железо в слизи, окружающей клетки, когда в результате изменения условий оно окисляется химическим путем и переходит в нерастворимую форму. Такая способность обнаружена у многих нитчатых бактерий и сине-зеленых водорослей. Описаны также случаи отложения окислов железа на водной растительности.

Однако известны действительно хемоавтотрофные микроорганизмы, которые получают энергию в результате окисления закисного железа. Таковым является Thiobacillus ferrooxidans. Как уже указывалось выше, по своей морфологии и физиологическим свойствам этот микроорганизм, несомненно, принадлежит к к тионовым бактериям. Th. ferrooxidans в отличие от других представителей тиобацилл способен окислять соединения не только серы,

Fe^{2+} → [Fe^{2+}-фосфат] → убихинон → цит.c → цит.a_1 → O_2

Рис. 141. Цепь переноса электрона при окислении железа у Thiobacillus ferrooxidans.

но и двухвалентного железа. Клетки этой грамотрицательной бактерии имеют вид коротких палочек (0,3—0,4 × 0,7—1,7 *мкм*) с одним полярным жгутиком. Размножаются поперечным делением. Оптимальное значение pH для роста < 4,0 (1,8—3,5), температуры 28—30 °С. Растет на простых синтетических средах с аммонием или нитратами в аэробных условиях. Окисляет молекулярную серу и различные ее соединения (S^2, $S_2O^2{}_3{}^-$, $S_2O_4{}^{2-}$, $S_4O_6{}^{2-}$, $SO_3{}^{2-}$), в том числе сульфиды тяжелых металлов. Поэтому широко распространен в месторождениях

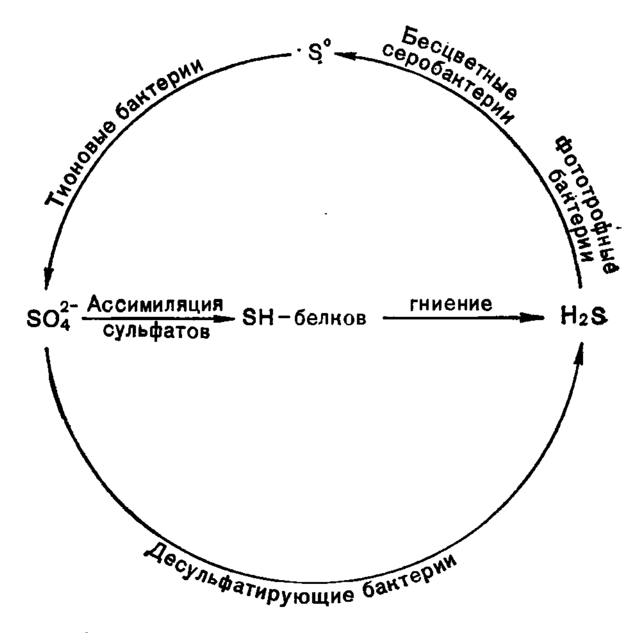


Рис. 142. Схема круговорота серы.

различных сульфидных минералов. Окисление T. ferrooxidans двухвалентного железа происходит согласно уравнению

$$4Fe^{2+}+4H^{+}+6SO_4^{2-}+O_2 \rightarrow 2Fe_2(SO_4)_3+ +2H_2O,\ \Delta F=-46,2\cdot 10^3\ \textit{дж}.$$

Поскольку реакция сопровождается малым выходом энергии ($46,2\cdot 10^3$ *дж/г* окисленного железа), то для поддержания роста бактериям приходится окислять весьма большие количества железа. Так, при образовании 1 *г* сырой биомассы происходит окисление 500 *г* сернокислого железа. Образование T. ferrooxidans АТФ сопряжено с функционированием электрон-транспортной дыхательной цепи, которая, как и у ряда других хемоавтотрофов, укорочена. Это связано с тем, что Fe^{2+} имеет весьма высокий положительный потенциал ($E'_0 = 0,77$ В). Полагают, что сначала железо образует с фосфатом комплексное соединение, имеющее более низкий окислительно-восстановительный потенциал ($E'_0 \approx 0$ В), и лишь затем передает электрон в дыхательную цепь (рис. 141) на уровне либо убихинона, либо цитохрома. Поэтому образование восстановленного НАД T. ferrooxidans происходит в результате действия системы обратного переноса электрона с затратой энергии.

T. ferrooxidans обычно выращивают на минеральных средах, содержащих углекислоту и восстановленные соединения серы или соли двухвалентного железа. Лишь недавно появились сообщения о способности некоторых штаммов этих бактерий расти на среде с глюкозой в отсутствие неорганических окисляемых субстратов. Однако способность T. ferrooxidans к переключению на такой гетеротрофный метаболизм требует дальнейшего изучения и проверки.

До последнего времени не было известно других бактерий, способных, подобно T. ferrooxidans, расти в автотрофных условиях, окисляя двухвалентное железо. Однако сейчас такая возможность показана еще у двух микроорганизмов. Один из них, как уже указывалось выше, принадлежит к дольчатым бактериям Sulfolobus и способен, кроме железа, окислять молекулярную серу. Второй микроорганизм представляет собой небольших спирилл и растет на минеральной среде, окисляя железо. Он назван Leptospirillum ferrooxidans. Есть также сообщения, что такой способностью обладают некоторые представители рода Metallogenium.

Имеющиеся данные позволяют заключить, что автотрофные и некоторые гетеротрофные микроорганизмы принимают участие в превращениях железа в природе, в частности в образовании железистых отложений, из которых формируются осадочные железные руды в болотах, озерах и других водоемах.

Весьма существенное значение имеет также деятельность T. ferrooxidans в месторождениях сульфидных руд. Способность T. ferrooxidans окислять практически все известные сульфидные минералы находит практическое применение в гидрометаллургии.

Тионовые бактерии принимают также активное участие в круговороте серы (рис. 142).

В заключение следует отметить, что некоторые микроорганизмы способны окислять и концентрировать вокруг себя не только железо, но и марганец ($Mn^{+2} \rightarrow Mn^{+4}$). Таким свойством обладает ряд нитчатых бактерий, а именно: некоторые представители Leptothrix (например, L. discophora), Crenothrix polyspora, Lieskeela discophora, а также Naumannilla, Kuznezovia polymorpha, Blastocaulis, Siderocapsa и Hyphomicrobium. Известны формы, окисляющие только марганец. К числу таковых принадлежат некоторые почкующиеся бактерии из родов Hyphomicrobium и Metallogenium. Один из них, Metallogenium symbioticum, выделенный Г. А. Заварзиным, растет в симбиозе с грибом и, как установлено Г. А. Дубининой, относится к микоплазмам. К этому организму, видимо, близок Caulococcus manganifer, также окисляющий марганец. Кроме того, показано, что окислять марганец могут разные почвенные грибы и ряд бактерий таких родов, как Bacillus, Pseudomonas, Achromobacter, Flavobacterium, Corynebacterium, Sarcina, Escherichia и др.

Часто, однако, окисление марганца происходит только в смешанных или симбиотических культурах.

По всем данным микробиологические процессы имеют большое значение в превращениях марганца и в почве и в разных водоемах, где нередко происходит отложение марганца и образование железомарганцевых конкреций. Однако ни для одного марганецокисляющих микроорганизмов не показана способность к росту в автотрофных условиях. И хотя предположения о возможности получения ими энергии при окислении марганца

$$4MnCO_3+O_2 \rightarrow 2Mn_2O_3+2CO_2,\ \Delta F=-31,9\cdot 10^4\ \textit{дж}$$

высказывались, они остаются не доказанными.

АЗОТФИКСИРУЮЩИЕ БАКТЕРИИ

Среди процессов, от которых зависит биологическая продуктивность на земном шаре, одним из важнейших является фиксация микроорганизмами азота атмосферы. Проблема биологической азотфиксации относится к числу основных проблем сельскохозяйственной и биологической науки. Перед учеными стоит задача изыскать возможности управления процессом азотфиксации и на этой основе увеличить урожайность сельскохозяйственных культур.

Биологический азот может служить существенным дополнением азотного фонда почвы, способствуя повышению ее плодородия и обеспечивая тем самым более экономное расходование технического азота — азота удобрений.

В земной коре общее содержание азота (молекулярного и в виде соединений) достигает 0,04% (по массе). Основная масса азота на Земле находится в атмосферном воздухе; 78% воздуха — чистый молекулярный азот. В количественном выражении это составляет $4 \cdot 10^{15}$ *т*.

Ни человек, ни животные, ни растения не могут потреблять молекулярный азот, которым изобилует воздушный океан. Столб воздуха над одним гектаром земной поверхности содержит 80 000 *т* азота. Если бы растения могли его усваивать, этого запаса было бы достаточно для получения 30 *ц* зерновых с 1 *га* в течение более полумиллиона лет. Однако растениям нужен азот минеральных соединений, и, «купаясь» в молекулярном азоте, они могут испытывать «азотный голод».

Содержание доступного растениям азота в почве обычно невелико. Поэтому повышение урожайности сельскохозяйственных растений связано в первую очередь с улучшением их азотного питания.

По примерным подсчетам, для сельскохозяйственной продукции земного шара требуется ежегодно около 100—110 млн. *т* азота. С минеральными удобрениями вносится лишь около 30% азота.

Дефицит азота в значительной степени компенсируется биологическим путем, в основном за счет запаса азота, аккумулированного в почве микроорганизмами, в первую очередь азотфиксирующими.

К 2000 г. на Земле будет вырабатываться в год примерно 100 млн. *т* азотных удобрений. Следует думать, что урожаи к этому времени удвоятся и будут выносить из почвы до 200 млн. *т* азота. Следовательно, и тогда роль микробиологического фактора в азотном обеспечении сельскохозяйственных растений останется весьма значительной.

Химическая промышленность СССР по выработке минеральных удобрений находится на одном из первых мест в мире. Однако огромная территория сельскохозяйственного использования не позволяет в достаточной мере обеспечить все культуры элементами минерального питания, в том числе и азотом. Поэтому в соответствующих количествах он дается лишь для технических культур.

В СССР при существующих урожаях за год сельскохозяйственная продукция выносит из почвы около 10 млн. *т* азота. В то же время применение минеральных азотных удобрений у нас не превышает пока 4 млн. *т*, а органические дают около 2,5 млн. *т* азота. Так как минеральные удобрения используются растениями далеко не полностью (на 60—70%), то ежегодный дефицит возврата азота составляет не менее 4—5 млн. *т*.

В ближайшие годы химическая промышленность существенно увеличит выпуск минеральных удобрений. В 1975 г. продукция азотных туков должна возрасти вдвое и зерновые культуры будут получать больше азота в форме минеральных соединений. Это позволит повысить средний урожай примерно до 20 *ц/га*. Однако и тогда минеральные и органические удобрения не будут компенсировать выноса азота из почвы.

Признавая, таким образом, несомненную необходимость химизации земледелия, нельзя забывать о возможности и целесообразности самого широкого использования биологического азота. Это связано и с улучшением кормовой базы, так как симбиотические азотфиксаторы обеспечивают животноводство дешевым белковым кормом (люцерна, клевер и другие виды бобовых культур).

Выдающийся русский ученый, основатель советской агрохимии Д. Н. Прянишников отметил, что, как бы ни было высоко развито производство минеральных удобрений, никогда не следует забывать о целесообразности использования биологического азота.

В ряде районов черноземной зоны, где почвы возделываются уже более 300 лет, вполне удовлетворительные урожаи получают и без внесения минеральных удобрений. По расчетам же, за это время почвы должны были бы потерять весь находящийся в них азот. В том, что этого не происходит, заслуга азотфиксаторов.

Существуют две группы фиксирующих атмосферный азот микроорганизмов. Одна из них находится в симбиозе с высшими растениями, образуя клубеньки на корнях. К этой группе относятся клубеньковые бактерии. Микроорганизмы другой группы обитают в почве независимо от растений. К ним относятся азотобактер, клостридиум, бейеринкия и другие свободноживущие микроорганизмы. Потенциальные возможности симбиотических азотфиксаторов значительно выше, чем свободноживущих.

ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ АЗОТФИКСИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ

Проблема биологического азота возникла с развитием земледельческой культуры. Издавна из практической агрономической деятельности человека было известно, что бобовые растения повышают плодородие почвы. Еще в III—I вв. до н. э. об этом писали греческий философ Теофраст и римляне Катон, Варрон, Плиний и Вергилий.

Первое научное объяснение способности бобовых растений накапливать азот принадлежит французскому агрохимику Дж. Буссенго (1838). Он установил, что люцерна и клевер обогащают почву азотом, зерновые же и корнеплоды истощают. Эти факты он связал со способностью бобовых растений фиксировать азот из воздуха. Однако Буссенго ошибочно представлял, что агентом фиксации являются листья бобового растения. Именно это неправильное заключение через 15 лет привело Буссенго к отрицанию своего открытия.

Стремясь более веско доказать правоту своей мысли, Буссенго провел серию опытов. В отличие от проводимых им ранее экспериментов он на прокаленном песке выращивал теперь уже не проростки бобовых растений, пересаженных с поля, а тщательно промытые семена (люпин и бобы); сосуды с растениями помещались при этом под стеклянный колпак. В таких условиях обогащения растений «воздушным азотом» не произошло. Сейчас это понятно и легко объяснимо.

Именно тщательность постановки опыта, которая исключала возможность заражения корневой системы проростков клубеньковыми бактериями, привела Буссенго к результатам, опровергшим прежние его данные. Считая тем не менее последние опыты более достоверными и не предполагая даже о существовании клубеньковых бактерий, он признал результаты прежних опытов ошибочными и отрекся от них.

Понадобилось несколько десятилетий, прежде чем удалось установить, что молекулярный азот бобовые растения фиксируют только в симбиозе с микроорганизмами, вызывающими образование клубеньков на их корнях.

Русские естествоиспытатели XIX в. М. С. Воронин, П. С. Коссович, К. А. Тимирязев внесли большой вклад в раскрытие причин, вызывающих обогащение почвы азотом при выращивании бобовых растений. Агрономические и микробиологические исследования, проведенные в те же годы рядом зарубежных авторов, также способствовали установлению этой истины.

Огромный опыт, накопившийся к настоящему времени, свидетельствует о большой роли бобовых растений в плодородии почв. Прянишников указывает, что после введения в Европе севооборотов с посевом клевера средняя урожайность зерновых повысилась с 7 до 17 *ц* на 1 *га*. В Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева урожаи ржи в шестипольном севообороте с клевером однолетнего пользования на протяжении 50 лет без внесения минеральных удобрений сохраняются на уровне 14 *ц* на 1 *га*, а без клевера урожай достигает лишь 7 *ц*. На более плодородных почвах при хорошей агротехнической об-

работке бобовые растения повышают урожайность еще больше.

Поэтому не удивительно, что в странах с высокоразвитым земледелием обычно до 20—25% окультуренной площади занято бобовыми растениями. При этом одновременно можно получить и ценный корм — зеленую массу растений, и обогащение почвы азотом.

Бобовые растения играют, по-видимому, главную роль в связывании молекулярного азота в возделываемых почвах. Однако неправильно было бы думать, что все виды бобовых растений в равной степени обогащают почву. Общее увеличение количества азота в надземной массе и пожнивных остатках при культивировании люпина составляет 150—200 *кг*, клевера красного — 180 *кг*, люцерны — 300 *кг*, донника — 150 *кг*, зерновых бобовых — 50 — 60 *кг* азота в год на 1 *га* почвы. При этом прибыль азота в почве для всех перечисленных видов, за исключением зерновых бобовых, составляет примерно 50—70 *кг* на 1 *га*.

В настоящее время известно также свыше 200 различных видов других растений, для которых способность фиксировать азот в симбиозе с микроорганизмами, образующими клубеньки на корневой системе или на их листьях, вполне доказана. Большинство из них относится к деревьям и кустарникам.

Около 80 лет назад С. Н. Виноградский выделил из почвы анаэробную бактерию Clostridium pasteurianum, фиксирующую газообразный азот. Несколько позднее голландский исследователь М. Бейеринк открыл аэробную азотфиксирующую бактерию Azotobacter.

В дальнейшем список азотфиксаторов пополнился новыми видами микроорганизмов — представителей других систематических групп.

Деятельность всех свободноживущих азотфиксирующих бактерий в почве ограничена недостатком органических веществ. Поэтому они и не могут обеспечить значительного накопления азота (в среднем они накапливают не более 5 *кг* азота на 1 *га*). Их деятельность можно активировать внесением свежего органического вещества.

Прянишников считал, что дефицит азота в 13—14 *кг* на 1 *га* компенсируется деятельностью свободноживущих азотфиксаторов и поступлением соединений азота с дождевыми водами.

Слабая эффективность свободноживущих азотфиксирующих микроорганизмов в природных условиях подтверждается многолетней практикой земледелия в СССР, Англии, Западной Европе. Без введения в севооборот бобовых культур фиксировать азот могут только свободноживущие микроорганизмы, стабилизирующие урожай, но не обеспечивающие высокого уровня азотфиксации.

Полноценное использование в сельском хозяйстве как симбиотических, так и свободноживущих азотфиксирующих микроорганизмов возможно только при всестороннем познании факторов, определяющих фиксацию молекулярного азота, и установлении путей интенсификации этого процесса. Возможны два пути интенсификации накопления биологического азота — расширение посевов бобовых культур и создание агротехнических условий, обеспечивающих максимальную азотфиксирующую активность симбиотических и свободноживущих азотфиксаторов.

Для успешного решения проблемы интенсификации накопления биологического азота надо увеличивать посевные площади для бобовых культур, проводить углубленную исследовательскую работу по изучению вопросов эффективной азотфиксации симбиотическими и свободноживущими микроорганизмами.

КЛУБЕНЬКОВЫЕ БАКТЕРИИ БОБОВЫХ

Данные палеонтологии свидетельствуют о том, что самыми древними бобовыми культурами, имевшими клубеньки, были некоторые растения, принадлежащие к группе Eucaesalpinioideae.

У современных видов бобовых растений клубеньки обнаружены на корнях многих представителей семейства Papilionaceae.

Филогенетически более примитивные представители таких семейств, как Caesalpiniaceae, Mimosaceae, в большинстве случаев клубеньков не образуют.

Из 13 000 видов (550 родов) бобовых растений наличие клубеньков выявлено пока только приблизительно у 1300 видов (243 рода). Сюда в первую очередь относятся виды растений, использующиеся в сельском хозяйстве (более 200).

Сформировав клубеньки, бобовые растения приобретают способность усваивать атмосферный азот. Однако они способны питаться и связанными формами азота — солями аммония и азотной кислоты. Лишь одно растение — копеечник (Hedysarum coronarium) — ассимилирует только молекулярный азот. Поэтому без клубеньков в природе это растение не встречается.

Клубеньковые бактерии снабжают бобовое растение азотом, который фиксируют из воздуха. Растения же, в свою очередь, поставляют бактериям продукты углеводного обмена и минеральные соли, необходимые им для роста и развития.

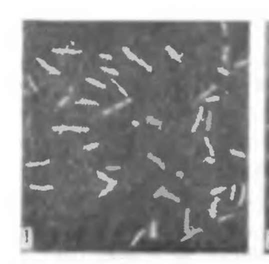
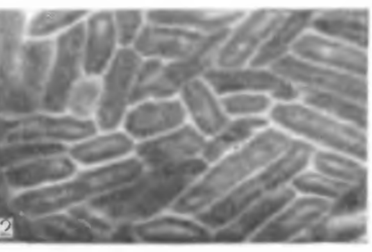
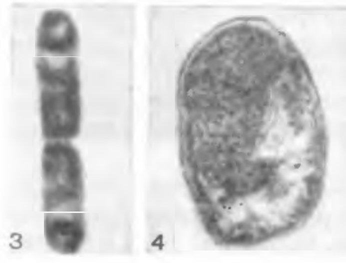




Рис. 143. Клетки клубеньковых бактерий:

1 — из клубеньков кормовых бобов (увел. × 300); *2* — люцерны (увел. × 7000); *3* — клевера (увел. × 10 000); *4* — ультратонкий срез клубеньковых бактерий люцерны (увел. × 1500).

В 1866 г. известный ботаник и почвовед М. С. Воронин увидел в клубеньках на корнях бобовых растений мельчайшие «тельца». Воронин выдвинул смелые для того времени предположения: он связал образование клубеньков с деятельностью бактерий, а усиленное деление клеток ткани корня с реакцией растения на проникшие в корень бактерии.

20 лет спустя голландский ученый Бейеринк выделил из клубеньков гороха, вики, чины, фасоли, сераделлы и лядвенца бактерии и изучал их свойства, проверив способность заражать растения и вызывать образование клубеньков. Он назвал эти микроорганизмы Bacillus radicicola. Поскольку к роду Bacillus относятся бактерии, образующие споры, а клубеньковые бактерии лишены этой способности, А. Пражмовский переименовал их в Bacterium radicicola. Б. Франк предложил более удачное родовое название клубеньковых бактерий — Rhizobium (от греч. rhizo — корень, bio — жизнь; жизнь на корнях). Это название привилось и используется в литературе до сих пор.

Для обозначения вида клубеньковых бактерий принято к родовому названию Rhizobium добавлять термин, соответствующий латинскому названию того вида растения, из клубеньков которого они выделены и на котором могут образовывать клубеньки. Например, Rhizobium trifolii — клубеньковые бактерии клевера, Rhizobium lupini — клубеньковые бактерии люпина и т. д. В тех случаях, если клубеньковые бактерии способны образовывать клубеньки на корнях разных видов бобовых растений, т. е. вызывать так называемое перекрестное заражение, видовое название является как бы собирательным — в нем отражена именно эта «перекрестно заражающая» способность. Например, Rhizobium leguminosarum — клубеньковые бактерии гороха (Pisum), чечевицы (Lens), чины (Lathyrus).

Морфология и физиология клубеньковых бактерий. Для клубеньковых бактерий характерно поразительное разнообразие форм — полиморфность. На это обращали внимание многие исследователи, изучая клубеньковые бактерии в чистой культуре в лабораторных условиях и почве. Клубеньковые бактерии могут быть палочковидными и овальными. Среди этих бактерий встречаются также фильтрующиеся формы, *L*-формы, кокковидные неподвижные и подвижные организмы.

Молодые клубеньковые бактерии в чистой культуре на питательных средах обычно имеют палочковидную форму (рис. 143, *2*, *3*), размер палочек примерно 0,5—0,9 × 1,2—3,0 *мкм*, подвижные, размножаются делением. У палочковидных клеток клубеньковых бактерий клевера наблюдается деление перешнуровыванием. С возрастом палочковидные клетки могут переходить к почкованию. По Граму клетки окрашиваются отрицательно, ультратонкая структура их типична для грамотрицательных бактерий (рис. 143, *4*).

При старении клубеньковые бактерии теряют подвижность и переходят в состояние так называемых опоясанных палочек. Такое название они получили вследствие чередования в клетках плотных и неплотных участков протоплазмы. Полосатость клеток хорошо выявляется при просмотре в световом микроскопе после обработки клеток анилиновыми красителями. Плотные участки протоплазмы (пояски) прокрашиваются хуже, чем промежутки между ними. В люминесцентном микроскопе пояски светло-зеленые, промежутки между ними не светятся и выглядят темными (рис. 143, *1*). Пояски могут располагаться в середине клетки или на концах. Опоясанность клеток видна и на электронограммах, если препарат перед просмотром не обрабатывать контрастирующими веществами (рис. 143, *3*). Вероятно, с возрастом бактериальная клетка наполняется жировыми включениями, не воспринимающими окраску и вследствие этого обусловливающими исчерченность клетки. Стадия «опоясанных палочек» предшествует стадии формирования бактероидов — клеток неправильной формы: утолщенных, разветвленных, сферических, грушевидных и колбовидных (рис. 144). Термин «бактероиды» ввел в литературу Дж. Брунхорст в 1885 г., применив его к необычным по форме образованиям, значительно более крупным, чем палочковидные клетки бактерий, встречающимся в тканях клубеньков.

Бактероиды содержат большее количество волютиновых гранул и характеризуются более

высоким содержанием гликогена и жира, чем палочковидные клетки. Бактероиды, выращенные в искусственных питательных средах и образовавшиеся в тканях клубенька, физиологически однотипны. Есть мнение, что бактероиды — это формы бактерий с незавершенным процессом деления. При незавершенном делении клеток клубеньковых бактерий возникают дихотомически ветвящиеся формы бактероидов. Количество бактероидов увеличивается при старении культуры; их появлению способствуют истощение питательной среды, накопление продуктов обмена, внесение в среду алкалоидов.

В старых (двухмесячных) культурах клубеньковых бактерий с помощью электронного микроскопа можно выявить во многих клетках четко очерченные образования сферической формы (рис. 145) — артроспоры. Их количество в клетках варьирует от 1 до 5.

На питательных средах клубеньковые бактерии различных видов бобовых растений растут с разной скоростью. К быстрорастущим относятся клубеньковые бактерии гороха, клевера, люцерны, кормовых бобов, вики, чечевицы, чины, донника, пажитника, фасоли, нута, лядвенца; к медленнорастущим — клубеньковые бактерии люпина, сои, арахиса, сераделлы, маша, вигны, эспарцета, дрока. Вполне сформировавшиеся колонии быстрорастущих культур можно получить на 3—4-е сутки инкубации, колонии медленнорастущих — на 7—8-е.

Для быстрорастущих клубеньковых бактерий характерно перитрихиальное расположение жгутиков, для медленнорастущих — монотрихиальное (табл. 42, *1—5*).

Кроме жгутиков, у клеток клубеньковых бактерий при выращивании на жидких средах образуются нитевидные и четковидные выросты (табл. 42, 43). Длина их достигает 8—10 *мкм*. Они обычно располагаются на поверхности клетки перитрихиально, содержится их от 4 до 10 и больше на одну клетку.

Колонии быстрорастущих клубеньковых бактерий имеют цвет топленого молока, часто полупрозрачные, слизистые, с ровными краями, умеренно выпуклые, со временем разрастаются на поверхности агаризованной среды. Колонии медленнорастущих бактерий более выпуклые, мелкие, сухие, плотные и, как правило, не разрастающиеся на поверхности среды. Слизь, вырабатываемая клубеньковыми бактериями, представляет собой комплексное соединение полисахаридного типа, в состав которого входят гексозы, пентозы и уроновые кислоты.

Клубеньковые бактерии — микроаэрофилы (развиваются при незначительных количествах кислорода в среде), предпочитающие, однако, аэробные условия.

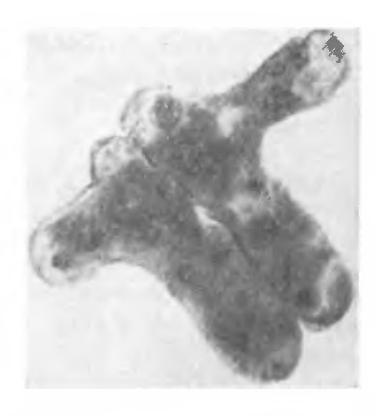



Рис. 144. Бактероиды клубеньковых бактерий клевера. Слева видна клетка со жгутиком. Увел. × 16 000.

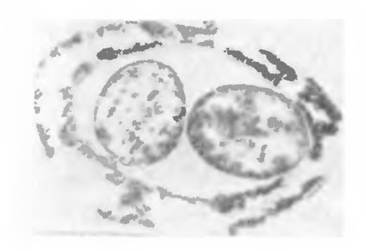



Рис. 145. Образование (слева) и выход (справа) артроспор из клеток клубеньковых бактерий клевера. Ультратонкие срезы. Увел. × 30 000.

В качестве источника углерода в питательных средах клубеньковые бактерии используют углеводы и органические кислоты, в качестве источника азота — разнообразные минеральные и органические азотсодержащие соединения. При культивировании на средах с высоким содержанием азотсодержащих веществ клубеньковые бактерии могут утратить способность проникать в растение и образовывать клубеньки. Поэтому обычно клубеньковые бактерии выращивают на растительных экстрактах (фасолевом, гороховом отваре) или почвенных вытяжках. Необходимый для развития фосфор клубеньковые бактерии могут получать из минеральных и органических фосфорсодержащих соединений; источником кальция, калия и других минеральных элементов могут служить минеральные соединения.

Для подавления посторонней сапрофитной микрофлоры при выделении клубеньковых бактерий из клубеньков или непосредственно из почвы рекомендуются питательные среды с добавлением кристаллического фиолетового, танина или антибиотиков.

Для развития большинства культур клубеньковых бактерий требуется оптимальная температура в пределах 24—26°. При 0° и 37 °С рост приостанавливается. Обычно культуры клубеньковых бактерий в условиях лаборатории хранят при пониженных температурах (2—4 °С).

Многие виды клубеньковых бактерий способны синтезировать витамины группы В, а также ростовые вещества типа гетероауксина (β-индолилуксусная кислота).

Все клубеньковые бактерии приблизительно одинаково устойчивы к щелочной реакции среды (pH = 8,0), но неодинаково чувствительны к кислой.

Специфичность, вирулентность, конкурентоспособность и активность клубеньковых бактерий. Понятие специфичности клубеньковых бактерий — собирательное. Оно характеризует способность бактерий образовывать клубеньки у растений. Если говорить о клубеньковых бактериях вообще, то для них образование клубеньков только у группы бобовых растений уже само по себе специфично — они обладают избирательностью к бобовым растениям.

Однако если рассматривать отдельные культуры клубеньковых бактерий, то оказывается, что среди них есть такие, которые способны заражать лишь определенную, иногда бóльшую, иногда меньшую, группу бобовых растений, и в этом смысле специфичность клубеньковых бактерий — это избирательная способность в отношении растения-хозяина. Специфичность клубеньковых бактерий может быть узкой (клубеньковые бактерии клевера заражают только группу клеверов — видовая специфичность, а клубеньковые бактерии люпина могут характеризоваться даже сортовой специфичностью — заражать только алкалоидные или безалкалоидные сорта люпина). При широкой специфичности клубеньковые бактерии гороха могут заражать растения гороха, чины, бобов, а клубеньковые бактерии чины и бобов могут заражать растения гороха, т. е. все они характеризуются способностью «перекрестного заражения». Специфичность клубеньковых бактерий лежит в основе их классификации.

Специфичность клубеньковых бактерий возникла в результате их длительного приспособления к одному растению или к группе их и генетической передачи этого свойства. В связи с этим различная приспособленность клубеньковых бактерий к растениям имеется и в пределах группы перекрестного заражения. Так, клубеньковые бактерии люцерны могут образовать клубеньки у донника. Но тем не менее они более приспособлены к люцерне, а бактерии донника — к доннику.

В процессе инфекции корневой системы бобовых растений клубеньковыми бактериями большое значение имеет вирулентность микроорганизмов. Если специфичностью определяется спектр действия бактерий, то вирулентность клубеньковых бактерий характеризует активность их действия в пределах данного спектра. Под вирулентностью подразумевается способность клубеньковых бактерий проникать в ткань корня, размножаться там и вызывать образование клубеньков.

Большую роль играет не только сама способность проникать в корни растения, но и скорость этого проникновения.

Для определения вирулентности штамма клубеньковых бактерий необходимо установить его способность вызывать образование клубеньков. Критерием вирулентности любого штамма может служить то минимальное количество бактерий, которое обеспечивает более энергичное инфицирование корней по сравнению с другими штаммами, завершающееся формированием клубеньков.

В почве в присутствии других штаммов не всегда более вирулентный штамм будет инфицировать растение первым. В этом случае следует учитывать его конкурентную способность, которая нередко маскирует свойство вирулентности в природных условиях.

Необходимо, чтобы вирулентные штаммы обладали и конкурентоспособностью, т. е. могли успешно конкурировать не только с представителями местной сапрофитной микрофлоры, но и с другими штаммами клубеньковых бактерий. Показателем конкурентоспособности штамма служит количество образованных им клубеньков в процентах от общего числа клубеньков на корнях растений.

Важным свойством клубеньковых бактерий является их активность (эффективность), т. е. способность в симбиозе с бобовыми растениями ассимилировать молекулярный азот и удовлетворять в нем потребности растения-хозяина. В зависимости от того, в какой степени клубеньковые бактерии способствуют повышению урожайности бобовых культур (рис. 146), их принято делить на активные (эффективные), малоактивные (малоэффективные) и неактивные (неэффективные).

Неактивный для одного растения-хозяина штамм бактерий в симбиозе с другим видом бобового растения может быть вполне эффективным. Поэтому при характеристике штамма с точки зрения его эффективности следует всегда указывать, в отношении какого вида растения-хозяина проявляется его действие.

Активность клубеньковых бактерий не является их постоянным свойством. Нередко в лабораторной практике наблюдается потеря активности у культур клубеньковых бактерий. При этом или теряется активность у всей культуры, или появляются отдельные клетки с малой активностью. Снижение степени активности клубеньковых бактерий происходит в присутствии некоторых антибиотиков, ами-

нокислот. Одной из причин утраты активности клубеньковых бактерий может быть влияние фага. Пассированием, т. е. неоднократным проведением бактерий через растение-хозяина (адаптацией к определенному виду растения), можно получить эффективные штаммы из неэффективных.

Воздействие γ-лучами дает возможность получать штаммы с усиленной эффективностью. Известны случаи возникновения высокоактивных радиомутантов клубеньковых бактерий люцерны из неактивного штамма. Применение ионизирующих излучений, оказывающих непосредственное влияние на изменение генетических особенностей клетки, по всей вероятности, может явиться перспективным приемом при селекции высокоактивных штаммов клубеньковых бактерий.

Инфицирование бобового растения клубеньковыми бактериями. Для обеспечения нормального процесса инфицирования корневой системы клубеньковыми бактериями необходимо наличие довольно большого количества жизнеспособных клеток бактерий в прикорневой зоне. Мнения исследователей в отношении количества клеток, необходимых для обеспечения процесса инокуляции, различны. Так, по данным американского ученого О. Аллена (1966), для инокуляции мелкосеменных растений требуется 500—1000 клеток, для инокуляции крупносеменных — не менее 70 000 клеток на 1 семя. По мнению австралийского исследователя Дж. Винцента (1966), в момент инокуляции на каждое семя должно приходиться по крайней мере несколько сотен жизнеспособных и активных клеток клубеньковых бактерий. Имеются данные, что в ткань корня могут внедряться и единичные клетки.

При развитии корневой системы бобового растения размножение клубеньковых бактерий на поверхности корня стимулируется выделениями корня. Продукты разрушения корневых чехликов и волосков играют также немаловажную роль в обеспечении клубеньковых бактерий подходящим субстратом.

В ризосфере бобового растения резко стимулируется развитие клубеньковых бактерий, для злаковых растений такого явления не наблюдается.

На поверхности корня имеется слой слизистого вещества (матрица), образующийся независимо от наличия в ризосфере бактерий. Этот слой хорошо виден при исследовании в светооптическом микроскопе (рис. 147). Клубеньковые бактерии после инокуляции обычно устремляются к этому слою и скапливаются в нем (рис. 148) вследствие стимуляционного эффекта корня, проявляющегося даже на расстоянии до 30 *мм*.

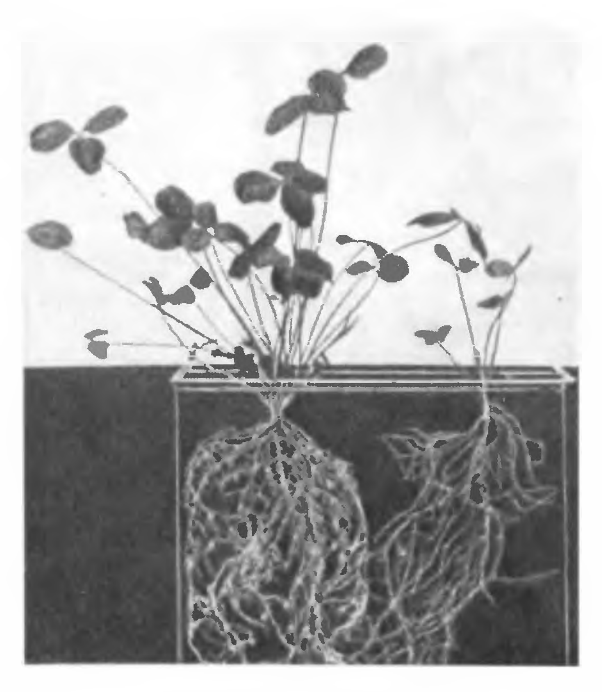


Рис. 146. Влияние разных по активности культур клубеньковых бактерий на развитие клевера. Справа — растение, зараженное неактивной культурой.

В этот период, предшествующий внедрению клубеньковых бактерий в ткань корня, бактерии в ризосфере чрезвычайно подвижны. В ранних работах, в которых для исследований использовался световой микроскоп, клубеньковым бактериям, находящимся в зоне ризо-



Рис. 147. Слой гранулированного вещества на поверхности корневого волоска (*1*) при электронно-микроскопическом исследовании (по П. Дарту, Ф. Мерсеру, увел. × 30 000) и слизистый зооглейный слой (*2*), в который погружены корневые волоски клевера, под световым микроскопом (увел. ×80).

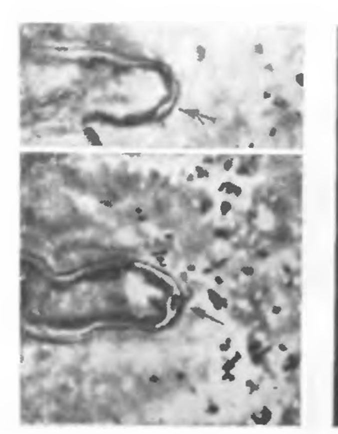
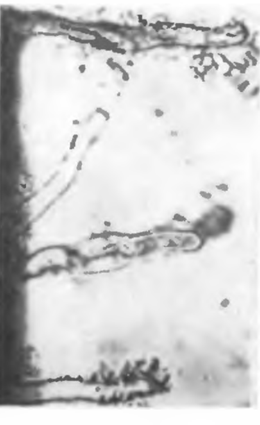



Рис. 148. Скопления клубеньковых бактерий вокруг корневых волосков. Стрелкой показано движение клеток клубеньковых бактерий к вершине корневого волоска клевера.

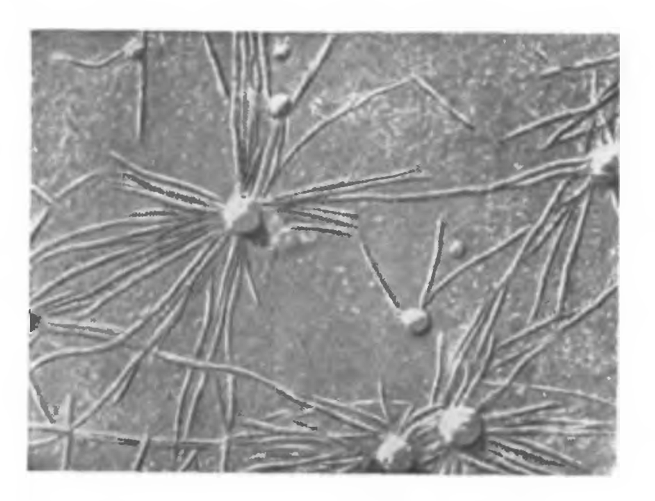


Рис. 149. Клетки клубеньковых бактерий на поверхности инфицированного корневого волоска бобового растения (по П. Дарту, Ф. Мерсеру).

сферы, было дано название швермеров (гонидий или зооспор) — «роящихся». С помощью метода Фэреуса (1957) можно наблюдать образование чрезвычайно быстро движущихся колоний швермеров в области кончика корня и корневых волосков. Колонии швермеров существуют очень короткое время — менее суток.

О механизме проникновения клубеньковых бактерий в корень растения существует ряд гипотез. Наиболее интересные из них следующие. Авторы одной из гипотез утверждают, что клубеньковые бактерии проникают в корень через повреждения эпидермальной и коровой ткани (особенно в местах ответвления боковых корней). Эта гипотеза была выдвинута на основании исследований Бриля (1888), вызвавшего образование клубеньков у бобовых растений путем прокалывания корней иглой, погруженной предварительно в суспензию клубеньковых бактерий. Как частный случай такой путь внедрения вполне реален. Например, у арахиса клубеньки преимущественно располагаются в пазухах ответвлений корней, что наводит на мысль о проникновении клубеньковых бактерий в корень через разрывы при прорастании боковых корней.

Интересна и не лишена оснований гипотеза о проникновении клубеньковых бактерий в ткань корня через корневые волоски. Путь прохождения клубеньковых бактерий через корневые волоски признает большинство исследователей.

Очень убедительно предположение П. Дарта и Ф. Мерсера (1965) о том, что клубеньковые бактерии внедряются в корень в виде мелких (0,1—0,4 *мкм*) кокковидных клеток через промежутки (0,3—0,4 *мкм*) целлюлозной фибриллярной сети первичной оболочки корневых волосков. Электронно-микроскопические фотографии (рис. 149) поверхности корня, полученные методом реплик, и факт мельчания клеток клубеньковых бактерий в ризосфере бобовых растений подтверждают это положение.

Не исключено, что клубеньковые бактерии могут проникать в корень через эпидермальные клетки молодых верхушек корня. По мнению Пражмовского (1889), бактерии могут проникать в корень только через молодую клеточную оболочку (корневых волосков или эпидермальных клеток) и совершенно не способны преодолевать химически измененный или опробковевший слой коры. Этим можно объяснить, что клубеньки обычно развиваются на молодых участках главного корня и появляющихся боковых корнях.

В последнее время большую популярность получила ауксинная гипотеза. Авторы этой гипотезы считают, что клубеньковые бактерии проникают в корень благодаря стимуляции синтеза β-индолилуксусной кислоты (гетероауксина) из триптофана, имеющегося всегда в корневых выделениях растений. С наличием гетероауксина связывается искривление корневых волосков, которое обычно наблюдается при инфицировании корневой системы клубеньковыми бактериями (рис. 150).

Источником β-индолилуксусной кислоты в момент инфицирования растения, очевидно, служат не только растения, выделяющие через корневую систему триптофан, который многие виды бактерий, в том числе и клубеньковые, могут переводить в β-индолилуксусную кислоту. Сами клубеньковые бактерии, а возможно, и другие виды почвенных микроорганизмов,

живущие в зоне корня, также могут участвовать в синтезе гетероауксина.

Однако принимать безоговорочно ауксинную гипотезу нельзя. Действие гетероауксина неспецифично и вызывает искривление корневых волосков у разных видов растений, а не только бобовых. В то же время клубеньковые бактерии вызывают искривление корневых волосков лишь у бобовых растений, проявляя при этом довольно значительную избирательность. Если бы рассматриваемый эффект определялся только β-индолилуксусной кислотой, то такой специфики не было бы. Кроме того, характер изменений корневых волосков под влиянием клубеньковых бактерий несколько иной, чем под влиянием гетероауксина.

Следует также отметить, что в отдельных случаях инфицированию подвергаются неискривленные корневые волоски. Наблюдения показывают, что у люцерны и гороха искривляются и закручиваются 60—70% корневых волосков, а у клевера — около 50%. У некоторых видов клевера эта реакция отмечается не более чем у 1/4 части заражаемых волосков. В реакции искривления, очевидно, имеет большое значение состояние корневого волоска. Растущие корневые волоски наиболее чувствительны к действию веществ, вырабатываемых бактериями.

Известно, что клубеньковые бактерии вызывают размягчение стенок корневых волосков. Однако ни целлюлазы, ни пектинолитических ферментов они не образуют. В связи с этим было высказано предположение, что клубеньковые бактерии проникают в корень благодаря выделению ими слизи полисахаридной природы, вызывающей синтез растениями фермента полигалактуроназы. Этот фермент, разрушая пектиновые вещества, влияет на оболочку корневых волосков, делая ее более пластичной и проницаемой. В небольших количествах полигалактуроназа всегда присутствует в корневых волосках и, очевидно, вызывая частичное растворение соответствующих компонентов оболочки, позволяет клетке растягиваться.

Некоторые исследователи полагают, что клубеньковые бактерии проникают в корень благодаря бактериям-спутникам, продуцирующим пектинолитические ферменты. Эта гипотеза была выдвинута на основании следующих фактов. При микроскопировании корневых волосков многие исследователи отмечали наличие светлого пятна, около которого скапливаются клубеньковые бактерии. Это пятно, возможно, является признаком начала мацерации (разрушения) ткани протопектиназой по аналогии с таким же признаком, наблюдающимся у растений при многих бактериальных заболеваниях. Кроме того, установлено, что авирулентные культуры клубеньковых бактерий в присутствии бактерий, продуцирующих пектинолитические ферменты, становятся способными проникать в корень.

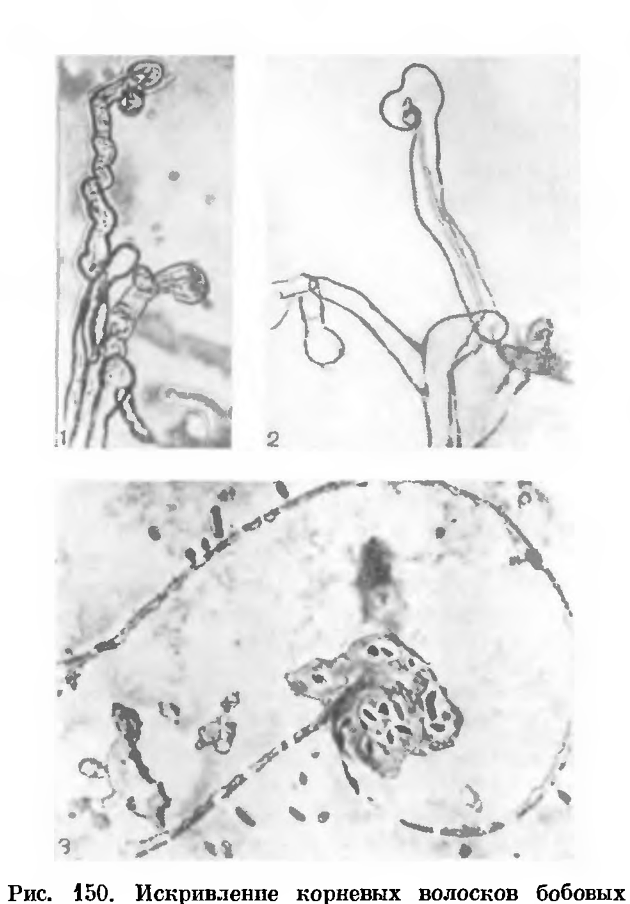


Рис. 150. Искривление корневых волосков бобовых растений в присутствии клубеньковых бактерий:

1, 2 — увел. × 120; *3* — ультратонкий срез через корневой волосок. Увел. × 10 000 (по К. Сальману и Г. Фåреусу).

Следует отметить еще одну гипотезу, по которой клубеньковые бактерии попадают в корень при образовании пальцевидного впячивания поверхности корневого волоска. На электронограмме среза корневого волоска, подтверждающей эту гипотезу (рис. 150, *3*), виден изогнутый в виде ручки зонтика корневой волосок, в изгибе которого находится скопление клубеньковых бактерий. Клубеньковые бактерии как бы втягиваются (проглатываются) корневым волоском (подобно пиноцитозу).

Гипотеза инвагинации, по существу, не может быть отделена от ауксинной или ферментативной гипотезы, поскольку инвагинация происходит в результате воздействия либо ауксинного, либо ферментного фактора.

Процесс внедрения клубеньковых бактерий в ткань корня одинаков у всех видов бобовых растений и состоит из двух фаз. В первую фазу происходит инфицирование корневых волосков. Во вторую фазу интенсивно идет про-

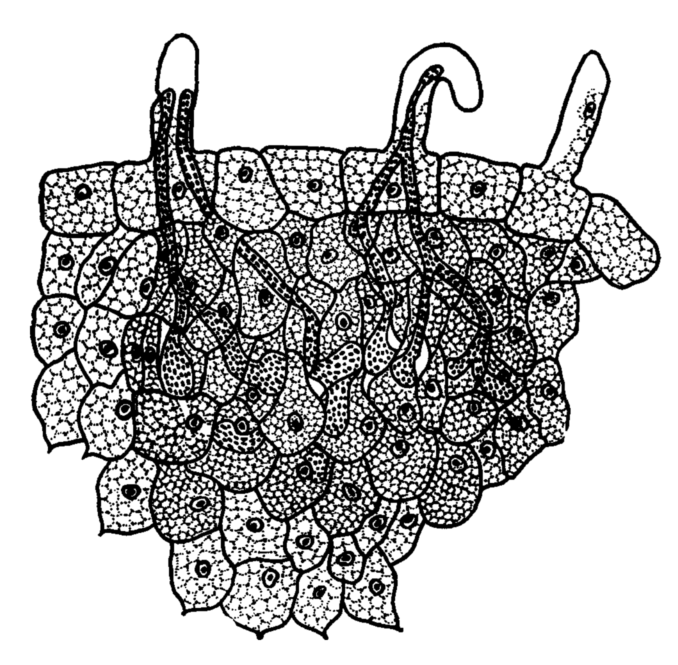


Рис. 151. Схема возникновения инфекционных нитей. В неискривленном корневом волоске видны две инфекционные нити, в искривленном — одна разветвляющаяся (по Ф. Бибердорфу).

цесс образования клубеньков. Продолжительность фаз различна у разных видов растений: у Trifolium fragiferum первая фаза продолжается 6 дней, у Trifolium nigrescens — 3 дня.

В некоторых случаях очень трудно обнаружить границы между фазами. Наиболее интенсивное внедрение клубеньковых бактерий в корневые волоски происходит на ранних этапах развития растения. Вторая фаза заканчивается в период массового образования клубеньков. Нередко внедрение клубеньковых бактерий в корневые волоски продолжается уже и после того, как клубеньки сформировались на корнях. Эта так называемая избыточная или дополнительная инфекция происходит потому, что инфицирование волосков не прекращается длительное время. В более поздние сроки заражения клубеньки обычно размещаются ниже по корню.

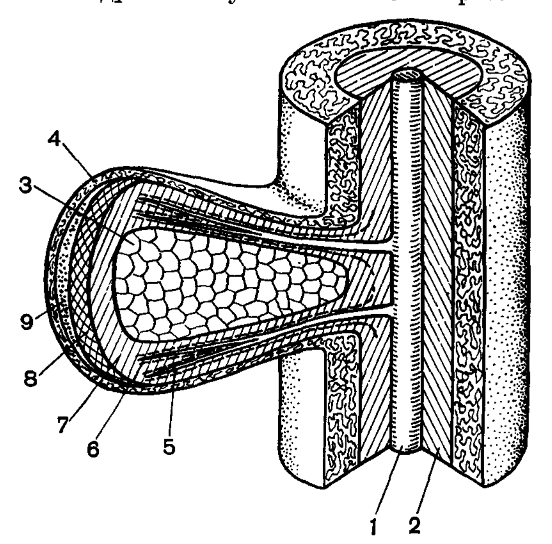


Рис. 152. Схема, показывающая связь корня с клубеньком:

1 — сосудистая ткань корня; *2* — корневая эндодерма; *3* — бактероидная зона клубенька; *4* — кора клубенька; *5* — сосудистые пучки клубенька; *6* — эндодерма сосудистых пучков; *7* — клубеньковая эндодерма; *8* — меристема; *9* — верхушечная меристема.

Тип развития, структура и плотность корневых волосков не влияют на скорость внедрения клубеньковых бактерий. Места образования клубеньков не всегда связаны с местами расположения инфицированных волосков.

Проникнув в корень (через корневой волосок, эпидермальную клетку, места повреждений корня), клубеньковые бактерии далее перемещаются в ткани корня растения. Наиболее легко бактерии проходят через межклеточные пространства.

Внедриться в ткань корня может или одиночная клетка, или группа клеток бактерий. Если внедрилась отдельная клетка, она и в дальнейшем может перемещаться по ткани как одиночка. Путь инфицирования корня одиночными клетками свойствен растениям люпина.

Однако в большинстве случаев внедрившаяся клетка, активно размножаясь, образует так называемые инфекционные нити (или инфекционные тяжи) и уже в виде таких нитей перемещается в ткани растения.

Термин «инфекционная нить» возник на основе изучения процесса инфицирования в световом микроскопе. Начиная с работ Бейеринка, инфекционная нить стала рассматриваться как слизистая гифообразная масса с заключенными в нее размножающимися бактериями.

По существу, инфекционная нить — это колония размножившихся бактерий. Началом ее служит то место, куда проникла отдельная клетка или группа клеток. Не исключено, что колония бактерий (а следовательно, и будущая инфекционная нить) начинает формироваться еще на поверхности корня до момента внедрения бактерий в корень.

Количество инфицированных корневых волосков значительно различается у отдельных растений. Обычно инфекционные нити появляются в деформированных, искривленных корневых волосках. Однако есть указания, что и в прямых волосках иногда обнаруживаются подобные нити. Чаще в корневых волосках наблюдается одна разветвляющаяся нить, реже две. В некоторых случаях в одном корневом волоске имеется несколько нитей или же в не-

скольких имеются общие нити заражения, дающие начало одному клубеньку (рис. 151).

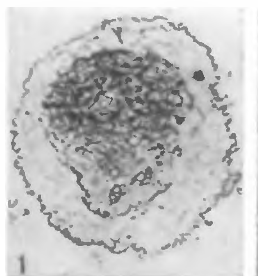
Процент инфицированных корневых волосков в общем количестве деформированных необъяснимо низок. Он обычно колеблется от 0,6 до 3,2, изредка достигая 8,0. Доля удачных инфекций еще ниже, поскольку среди инфекционных нитей имеется много (до 80%) так называемых абортивных нитей, прекративших свое развитие. Скорость продвижения нормально развивающихся инфекционных нитей в растении — 5—8 *мкм* в час. При такой скорости путь через корневой волосок длиной 100—200 *мкм* инфекционная нить может пройти в течение одних суток.

Морфолого-анатомическая характеристика клубеньков в их онтогенезе. По способу образования клубеньки бобовых растений подразделяются на два типа: 1-й тип — клубеньки возникают при делении клеток перицикла (корнеродного слоя), обычно расположенных против протоксилемы (первых по времени образования сосудов) — эндогенный тип образования клубеньков; 2-й тип — клубеньки происходят из коры корня в результате внедрения возбудителя в паренхимные клетки коры и зндодермы (внутреннего слоя первичной коры) — экзогенный тип образования клубеньков.

В природе преобладает последний тип. Ткани центрального цилиндра корня принимают участие только в образовании сосудистой системы клубеньков как эндогенного, так и зкзогенного типа.

Несмотря на различные взгляды на природу возникновения клубеньков зкзо- и эндотипов, процесс развития их в основном одинаков. Однако ни тот, ни другой тип образования клубеньков ни в коем случае не следует отождествлять с процессом образования боковых корней, несмотря на то что существуют и отдельные черты сходства в их заложении. Так, формирование клубеньков и боковых корней происходит одновременно и к тому же в одной и той же зоне корня.

В то же время ряд особенностей развития боковых корней и клубеньков подчеркивает глубокие различия в типе их формирования. Боковые корни возникают в перицикле. С первых же моментов развития они связаны с центральным цилиндром главного корня, от которого ответвляются центральные цилиндры боковых корней,и возникают они всегда против луча первичной древесины. Формирование клубенька, в отличие от бокового корня, возможно в любом месте. В самом начале формирования клубеньковой ткани сосудистой связи с центральным цилиндром корня нет, она возникает позднее. Сосуды обычно формируются по периферии клубенька. Они связаны с сосудами



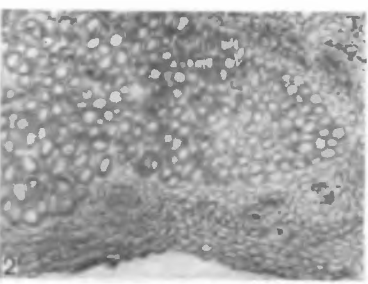


Рис. 153. Срезы через клубеньковую ткань бобовых растений:

1 — поперечный срез через клубенек гороха. Начало дифференциации сосудистой ткани в клубеньке (по Г. Бонду); *2* — продольный срез через клубенек чины. Увел.×90.

корня через зону трахеид и имеют собственную эндодерму (рис. 152).

Различие в характере возникновения клубеньков и боковых корней особенно четко наблюдается у сераделлы, поскольку коровая ткань главного корня этого растения — место возникновения первых клубеньков — состоит из относительно небольшого слоя клеток и клубеньки становятся видимыми очень быстро после инфицирования корня бактериями. Они образуют сначала выступы уплощенной формы на корне, что позволяет отличить их от конических выступов боковых корней. Клубеньки отличаются от боковых корней и рядом анатомических признаков: отсутствием центрального цилиндра, корневых чехликов и эпидермиса, наличием значительного слоя коры, покрывающей клубенек.

Формирование клубеньков (рис. 153, *1*, *2*) бобовых растений происходит в период, когда корень имеет еще первичную структуру. Оно начинается с деления коровых клеток, расположенных на расстоянии 2—3 слоев от концов инфекционных нитей. Слои коры, пронизанные инфекционными нитями, остаются без изменения. В то же время у сераделлы деление коровых клеток возникает непосредственно под инфицированным корневым волоском, а у гороха деление клеток отмечается только в предпоследнем слое коры.

Деление с образованием радиальной структуры ткани продолжается до внутренних коровых клеток. Происходит оно без определенного направления, беспорядочно, и в результате этого возникает меристема (система образовательных тканей) клубенька, состоящая из мелких зернистых клеток.

Разделившиеся клетки коры изменяются: ядра округляются и увеличиваются в размерах, особенно увеличиваются ядрышки. После митоза ядра расходятся и, не принимая первоначальной формы, вновь начинают делиться.

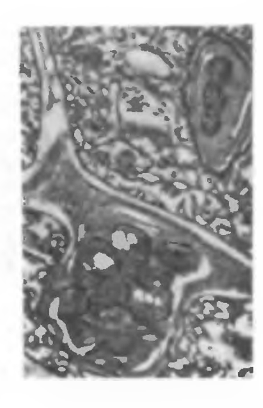



Рис. 154. Интерцеллюлярные инфекционные нити в виде кармана (справа) и факела (слева) с клубеньковыми бактериями. Стрелкой показана клетка бактерий, приготовившаяся к выходу в цитоплазму растительной клетки. Увел. ×20 000.

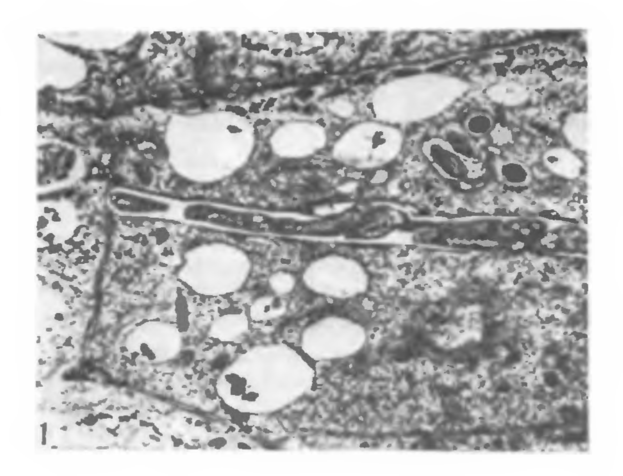




Рис. 155. Интрацеллюлярные инфекционные нити с клубеньковыми бактериями:

1 — продольный разрез (по Д. Гудчильду и Ф. Бергерсену), *2* — поперечный срез. Увел. ×35 000.

Возникает вторичная меристема. Вскоре в эндодерме и перицикле появляются признаки начинающегося деления, которое в прежних внешних клетках происходит главным образом тангентальными перегородками. Это деление распространяется, наконец, на общий меристематический комплекс, мелкие клетки которого вытягиваются, вакуоли исчезают, ядро заполняет большую часть клетки. Образуется так называемый первичный клубенек, в плазме клеток которого клубеньковые бактерии отсутствуют, поскольку они на данной стадии еще находятся внутри инфекционных нитей. В то время как образуется первичный клубенек, инфекционные нити многократно разветвляются и могут проходить или между клетками— интерцеллюлярно (рис. 154), или сквозь клетки — интрацеллюлярно — и вносить бактерии (рис. 155).

Межклеточные инфекционные нити вследствие активного размножения в них клубеньковых бактерий нередко приобретают причудливую форму — формируются в виде карманов (дивертикулов) или факелов (см. рис. 154).

Процесс передвижения инфекционных нитей из клетки в клетку не совсем ясен. По-видимому, инфекционные нити, как полагает канадский микробиолог Д. Джордан (1963), блуждают в виде голых слизистых тяжей в межклеточных промежутках растительной ткани до тех пор, пока вследствие каких-то еще необъяснимых причин не начинают инвагинировать в цитоплазму примыкающих клеток.

В некоторых случаях инвагинация инфекционной нити происходит в одну, в некоторых случаях — в каждую соседнюю клетку. По этим инвагинированным трубчатым полостям (дивертикулам) перетекает заключенное в слизь содержимое нити. Наиболее активный рост инфекционных нитей происходит обычно вблизи ядра растительной клетки. Проникновение нити сопровождается перемещением ядра, которое продвигается к месту инфекции, увеличивается, меняет форму и дегенерирует. Подобная картина наблюдается при грибной инфекции, когда ядро нередко устремляется навстречу внедрившимся гифам, притягивается к повреждению как к месту наибольшей физиологической активности, вплотную придвигается к нити, разбухает и разрушается. По-видимому, это характерно для ответной реакции растения на инфекцию.

У однолетних растений инфекционные нити возникают обычно в первый период инфицирования корня, у многолетних — в течение длительного периода развития.

Бактерии могут высвобождаться из инфекционной нити в разное время и разными способами. Выход бактерий, как правило, весьма

длительный процесс, особенно у многолетних растений. Обычно выход бактерий из инфекционной нити в цитоплазму растения-хозяина связывают с внутренним давлением, возникающим вследствие интенсивного размножения бактерий в нити и экскреции ими слизи. Иногда бактерии выскальзывают из нити группами, окруженными слизью инфекционной нити, в виде везикул (пузыревидных образований) (рис. 157). Поскольку везикулы не имеют оболочек, выход из них бактерий очень прост. В клетки растений клубеньковые бактерии могут попадать и поодиночке из межклеточных пространств (рис. 156).

Клубеньковые бактерии, вышедшие из инфекционной нити, продолжают размножаться в ткани хозяина. Размножение их в этот период происходит делением перетяжкой (рис. 158). Основная масса бактерий размножается в цитоплазме клетки, а не в инфекционной нити. Зараженные клетки дают начало будущей бактероидной ткани.

Наполняющиеся быстро размножающимися клетками клубеньковых бактерий растительные клетки начинают усиленно делиться. В момент митотического деления зараженных клеток клубеньковые бактерии могут скапливаться на двух противоположных полюсах материнской клетки и пассивно попадать в дочерние клетки. Каждая из незараженных клеток находится при этом под сильным стимулирующим воздействием клубеньковых бактерий и вследствие этого также делится. Благодаря такому энергично протекающему митотическому делению меристематических клеток осуществляется распространение клубеньковых бактерий в ткани клубенька и увеличение объема бактероидной области.

Инфицированная ткань, состоящая из плотно лежащих и активно делящихся клеток, имеет сначала форму усеченного конуса. В дальнейшем вследствие постепенного роста этого конуса и одновременного деления и развития меристематических клеток ткань клубенька разрастается, утрачивая конусовидность.

Таким образом, клубенек увеличивается сначала в результате радиального и тангентального деления коровых клеток, а затем за счет увеличения их размера и одновременного деления. После того как растительные клетки полностью заполнятся бактериями, митоз прекращается. Однако клетки продолжают увеличиваться в размере и часто сильно вытягиваются. Размер их в несколько раз больше, чем у неинфицированных растительных клеток, которые расположены между ними в бактероидной зоне клубенька.

Связь молодого клубенька с корнем бобового растения осуществляется благодаря сосудисто-волокнистым пучкам. Впервые сосудисто-волокнистые пучки наблюдал М. С. Воронин (1866). Время возникновения сосудистой системы в клубеньках различных видов бобовых растений различно. Так, у клубеньков сои начало развития сосудистых пучков совпадает с моментом проникновения клубеньковых бактерий в два слоя коровой паренхимы. С ростом клубенька проводящая система разрастается,

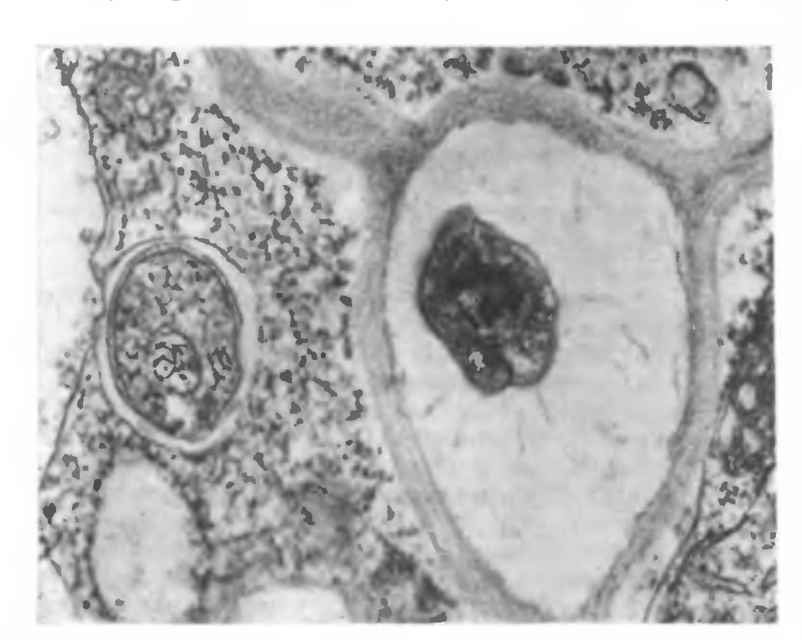




Рис. 156. Клетки клубеньковых бактерий в межклеточном пространстве (слева, по Д. Джордану) и в момент входа из межклеточного пространства в клетку растения (справа). Увел. ×60 000.

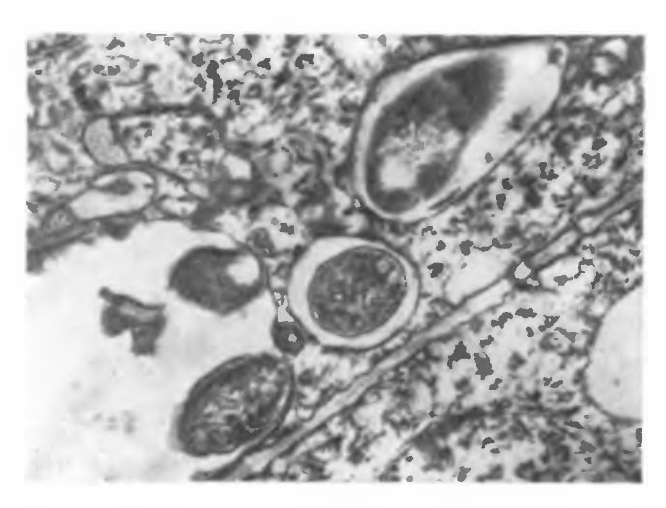


Рис. 157. Выход клубеньковых бактерий в ткань корня из везикулоподобных образований инфекционных нитей (по Гудчильду и Бергерсену).

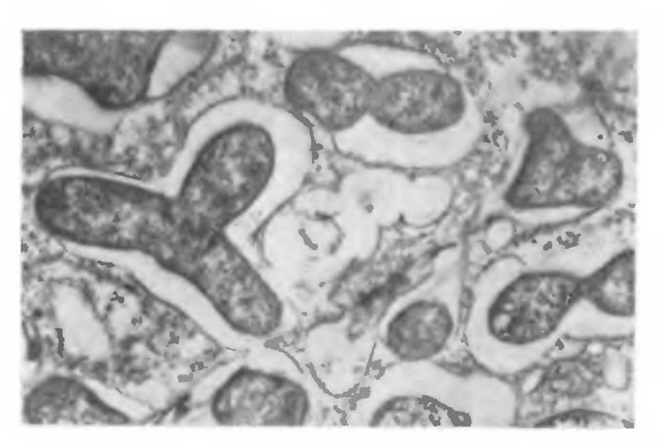


Рис. 158. Размножение клубеньковых бактерий в клубеньке чины. Увел. × 28 000.

разветвляется и окружает бактероидную область.

Параллельно с процессом дифференциации сосудистой системы идет формирование клубеньковой эндодермы из внешнего слоя первичного клубенька. Затем клубенек округляется, его периферийный клеточный слой окружается клубеньковой корой.

Корневой эпидермис разрывается, а клубенек продолжает развиваться и увеличиваться в размерах.

С помощью светового микроскопа на продольных срезах зрелых клубеньков обычно четко выделяются 4 характерные зоны тканевой дифференциации: кора, меристема, бактероидная зона и сосудистая система. Все ткани клубенька дифференцируются в акропетальной последовательности, так как новые клетки закладываются меристемой.

Клубеньковая кора — оболочка клубенька, выполняющая защитную функцию. Кора состоит из нескольких рядов незараженных паренхимных клеток, величина и особенности которых различны у разных бобовых культур. Чаще всего клетки коры имеют вытянутую форму и крупнее по сравнению с другими клетками клубенька.

В коре клубеньков многолетних древесных видов часто встречаются клетки с опробковевшими оболочками, содержащие смолы, танин, дубильные вещества.

Клубеньковая меристема расположена под клетками коры и представляет собой зону интенсивно делящихся также незараженных клеток. Для меристемы клубенька характерны плотно расположенные, без межклетников, мелкие тонкостенные клетки неправильной формы. Клетки меристемы клубенька подобны клеткам других типов меристематической ткани (верхушки корня, верхушки стебля). Клетки клубеньковой меристемы содержат плотную, тонко гранулированную цитоплазму с рибосомами, телами Гольджи, протопластидами, митохондриями и другими структурами. Встречаются небольшие вакуоли. В центре цитоплазмы расположено крупное ядро с ядерной мембраной, порами и четко выраженным ядрышком. Функции меристематических клеток заключаются в формировании клеток клубеньковой коры, бактероидной области и сосудистой системы. В зависимости от расположения меристемы клубеньки имеют разнообразную форму: шаровидную (горох, фасоль, сераделла, арахис) или цилиндрическую (люцерна, вика, чина, акация, клевер) (рис. 159). Меристема, расположенная отдельными участками по периферии клубенька, приводит к образованию муфтообразных клубеньков у люпина.

Клубеньковая меристема функционирует долго, даже во время некроза клубеньков, когда они уже наполнены лизирующейся бактероидной массой и разрушенными растительными клетками.

Бактероидная зона клубенька занимает его центральную часть и составляет от 16 до 50% от общей сухой массы клубеньков. В первый период формирования клубенька она, по существу, является бактериальной зоной (рис. 160), так как заполнена клетками бактерий, находящихся в бактериальной, а не бактероидной стадии развития. Тем не менее принято, когда идет речь о зоне клубеньковой ткани, содержащей бактерии, называть ее бактероидной.

Бактероидная область клубенька состоит в основном из инфицированных клубеньковыми бактериями клеток и частично из смежных с ними неинфицированных клеток, заполненных

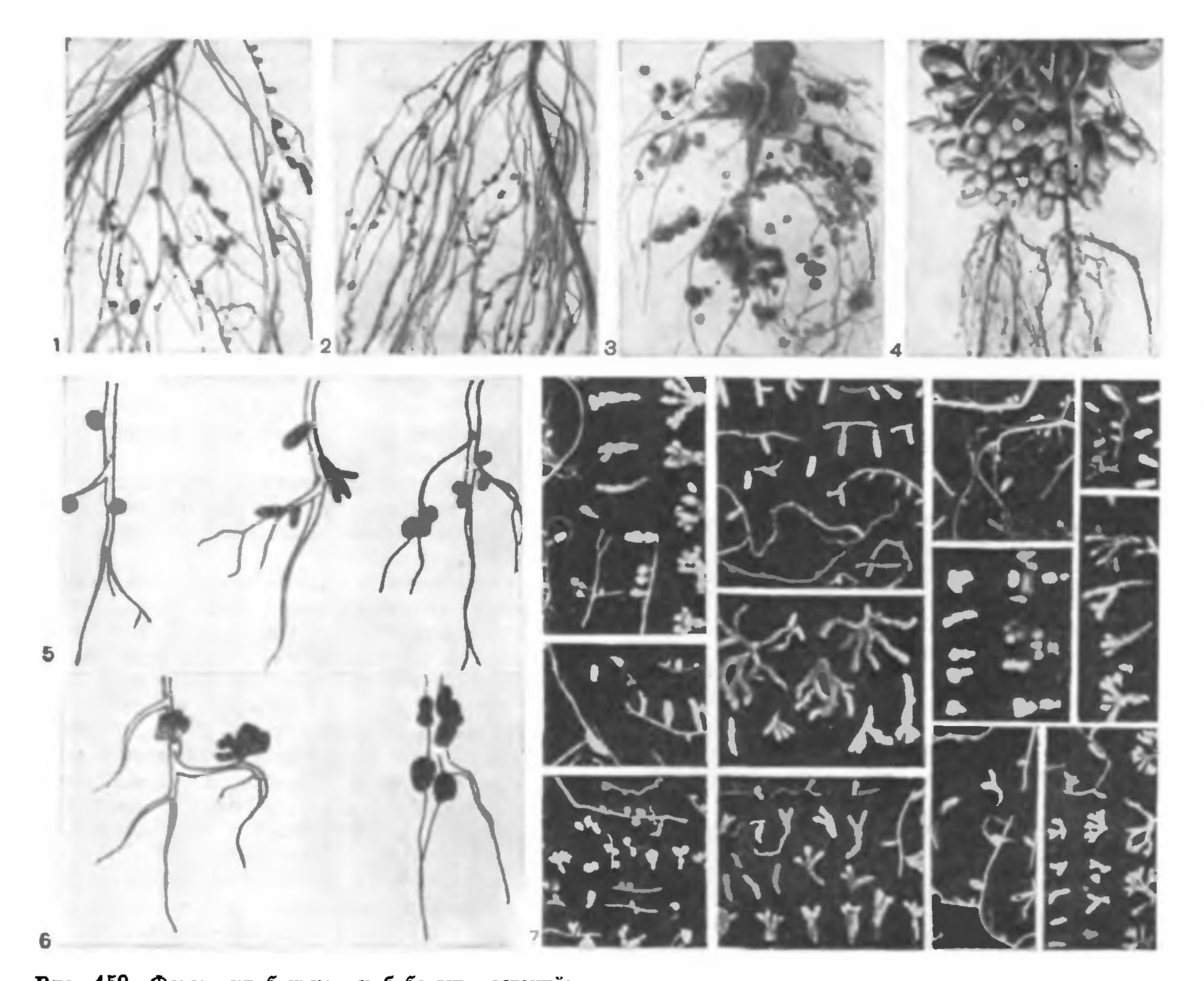


Рис. 159. Форма клубеньков у бобовых растений:

1, 2 — гороха; *3, 6* (справа) — люпина; *4* — арахиса (по Е. Швингхамеру); *5* — чины, клевера, вики, *6* (слева) — люцерны (по Р. Дейту); *7* — разных видов дикорастущих бобовых растений (по А. Р. Вернеру, Н. Я. Гордиенко).

пигментами, дубильными веществами, а к осени — крахмалом.

В клубеньках, образованных эффективными штаммами клубеньковых бактерий, средний относительный объем бактероидной зоны выше, чем в клубеньках, сформировавшихся при внедрении неэффективных штаммов.

В некоторых случаях объем бактероидной области достигает максимума в ранний период жизни клубенька и впоследствии остается относительно постоянным. Бактероидная зона пронизана густой сетью инфекционных нитей, а по периферии окружена сосудисто-волокнистыми пучками.

Форма бактероидов в клубеньках разных видов бобовых культур может быть разнообразной (табл. 44). Так, у вики, чины и гороха они двухветвистые или вильчатые. Для клевера и эспарцета преобладающая форма бактероидов шаровидная, грушеобразная, вздутая, яйцевидная, для нута округлая. Форма бактероидов фасоли, сераделлы, лядвенца и люпина практически палочковидная.

Бактероиды заполняют большую часть растительной клетки, за исключением центральной зоны ядра и вакуолей. Так, процент бактероидов в бактероидной зоне окрашенного в розовый цвет клубенька составляет 94,2 к общему числу клубеньковых бактерий. Клетки бактероидов в 3—5 раз больше клеток бактерий (рис. 161, *1*, *2*).

Бактероиды клубеньковых бактерий представляют особый интерес в связи с тем, что они являются чуть ли не единственными обитате-

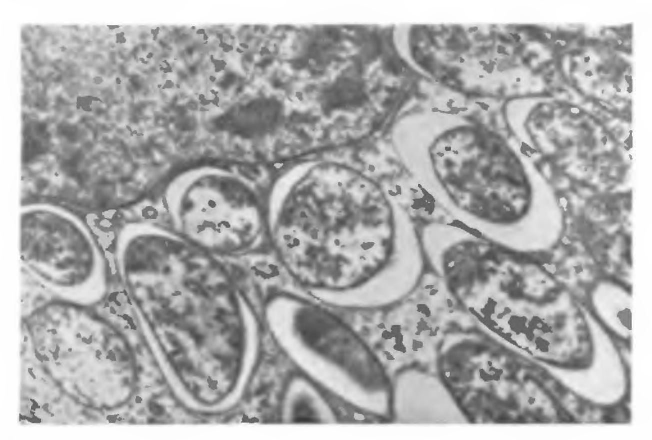
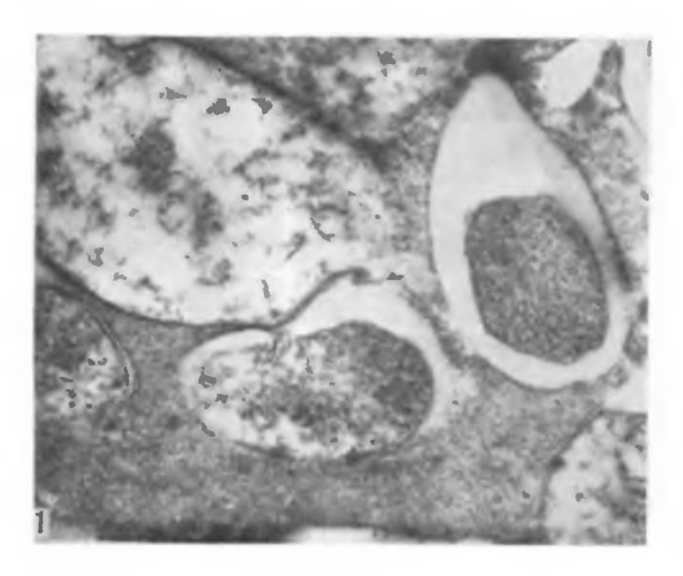


Рис. 160. Клетки клубеньковых бактерий вокруг ядра растительной клетки клубеньков вики. Увел. ×20 000.



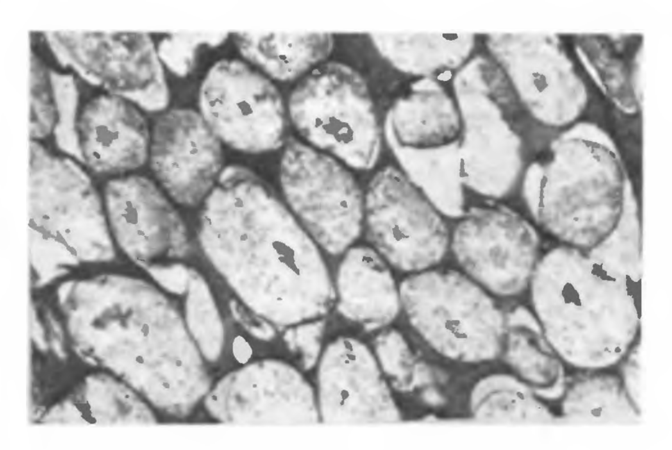


Рис. 161. Переход бактерий в бактероиды (1 — увел. ×25 000) и сформировавшаяся бактероидная ткань (2 — увел. ×15 000) в клубеньках люцерны.

лями клубеньков бобовых растений в период интенсивного связывания ими атмосферного азота. Отдельные исследователи считают бактероиды патологическими дегенеративными формами и не связывают процесс азотфиксации с бактероидной формой клубеньковых бактерий. Большинство исследователей находят, что бактероиды являются самыми жизнеспособными и активными формами клубеньковых бактерий и что фиксация азота атмосферы бобовыми растениями осуществляется только при их участии (рис. 162).

Сосудистая система клубенька обеспечивает связь между бактериями и растением-хозяином. По сосудистым пучкам транспортируются питательные вещества и продукты обмена. Сосудистая система развивается рано и функционирует длительное время.

Вполне сформировавшиеся сосуды имеют определенное строение: состоят из трахеид ксилемы, волокон флоэмы, ситовидных трубок и сопровождающих клеток.

В зависимости от вида бобовых культур связь клубенька осуществляется посредством одного или нескольких сосудистых пучков. Например, у гороха в основании клубенька имеется два дифференцированных сосудистых узла. Каждый из них обычно дважды дихотомически разветвляется, и в результате сквозь клубенек от места второго дихотомического разветвления проходит 8 пучков. Многие растения имеют лишь один пучок, в то же время у одного клубенька Sesbania grandiflora в возрасте одного года их удалось насчитать до 126. Довольно часто сосудистая система клубенька отделяется с внешней стороны от его коры слоем частично или полностью опробковевших клеток, получивших название клубеньковой эндодермы, соединенных с эндодермой корня. Клубеньковая эндодерма представляет собой внешний слой неинфицированной коровой паренхимы, расположенной между клубеньковой тканью и корневой корой.

У большей части видов растений клубеньки образуются по описанному типу. Следовательно, образование клубеньков — результат сложных явлений, начинающихся вне корня. Вслед за начальными фазами инфекции индуцируется образование клубенька, затем происходит распространение бактерий в зоне клубеньковой ткани и фиксация азота.

Все стадии развития клубеньковых бактерий, по данным чешского микробиолога В. Каша (1928), можно проследить на срезах клубеньков. Так, в верхней части клубенька, например, люцерны содержатся в основном мелкие делящиеся палочковидные клетки, в небольшом количестве молодые бактероиды, число которых

возрастает постепенно по мере развития клубенька. В средней, окрашенной в розовый цвет части клубенька обнаруживаются преимущественно бактероидные клетки и реже мелкие палочковидные. В основании клубенька на ранних стадиях вегетации растения-хозяина бактероиды такие же, как и в средней его части, а к концу вегетации более раздутые и раньше дегенерирующие.

Сроки появления первых видимых клубеньков на корнях различных видов бобовых растений различны (М. В. Федоров, 1952). Появление их у большинства бобовых культур чаще всего происходит во время развития первых настоящих листьев. Так, образование первых клубеньков люцерны посевной наблюдается между 4-м и 5-м днями после прорастания, а на 7—8-й день этот процесс происходит у всех растений. Клубеньки у люцерны серповидной появляются через 10 дней.

В период функционирования клубеньки обычно плотные. Клубеньки, образованные активными культурами бактерий, в молодом возрасте имеют беловатую окраску. К моменту проявления оптимальной активности они становятся розовыми. Клубеньки, возникшие при инфекции неактивными культурами бактерий, зеленоватого тона. Нередко их структура практически не отличается от структуры клубеньков, образованных при участии активных штаммов клубеньковых бактерий, но они преждевременно разрушаются.

В некоторых случаях строение клубеньков, образуемых неактивными бактериями, отклоняется от нормы. Это выражается в дезорганизации клубеньковой ткани, утрачивающей обычно четко выраженную зональную дифференциацию.

Розовая окраска определяется наличием в клубеньках пигмента, по химическому составу близкого гемоглобину крови. В связи с этим пигмент называется леггемоглобином (легоглобином) — гемоглобином Leguminosae. Легоглобин содержится лишь в тех клетках клубеньков, в которых имеются бактероиды. Он локализован в пространстве между бактероидами и окружающей их мембраной.

Количество его колеблется от 1 до 3 *мг* на 1 *г* клубенька, в зависимости от вида бобового растения.

У однолетних бобовых растений к концу вегетационного периода, когда заканчивается процесс азотфиксации, красный пигмент переходит в зеленый. Изменение цвета начинается у основания клубенька, позднее зеленеет его вершина. У многолетних бобовых растений позеленения клубеньков не происходит или оно наблюдается только у основания клубенька. У разных видов бобовых растений переход



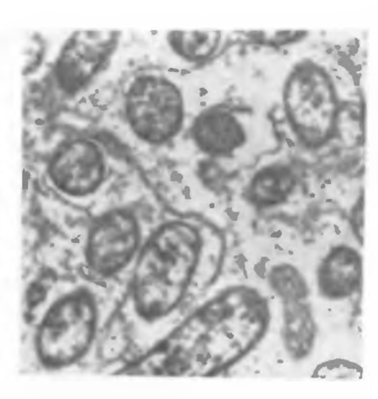


Рис. 162. Бактероидная ткань в период активного функционирования клубеньков клевера (слева — увел. ×10 000) и вики посевной (справа — увел. × 6000).

красного пигмента в зеленый происходит с разной степенью интенсивности и разной скоростью.

Клубеньки однолетних растений функционируют сравнительно недолго. У большинства бобовых культур некроз клубенька начинается в период цветения растения-хозяина и протекает обычно в направлении от центра к периферии клубенька. Один из первых признаков разрушения — образование слоя клеток с мощными стенками у основания клубенька. Этот слой клеток, расположенный перпендикулярно к главному сосуду корня, разъединяет его с клубеньком и задерживает обмен питательными веществами между растением-хозяином и тканями клубенька.

В клетках дегенерирующей ткани клубенька появляются многочисленные вакуоли, ядра теряют способность окрашиваться, часть клеток клубеньковых бактерий лизируется, часть мигрирует в окружающую среду в виде мелких кокковидных клеток-артроспор.

Процесс формирования артроспор в ткани лизирующегося клубенька показан на рисунках 163—165. Прекращают функционировать в этот период и инфекционные нити (рис. 166). Клетки хозяина утрачивают тургор и сжимаются теми соседними клетками, которым он еще свойствен.

Старые клубеньки темные, дряблые, мягкие. При надрезе из них выступает водянистая слизь. Процессу разрушения клубенька, начинающегося с опробковения клеток сосудистой системы, способствуют понижение фотосинтетической активности растения, сухость или чрезмерная влажность среды.

В разрушенном, ослизненном клубеньке обнаруживаются часто простейшие, грибы, бациллы и мелкие палочковидные клубеньковые бактерии.

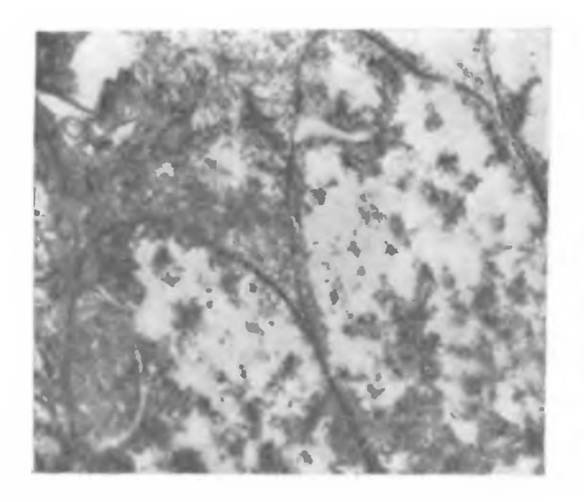
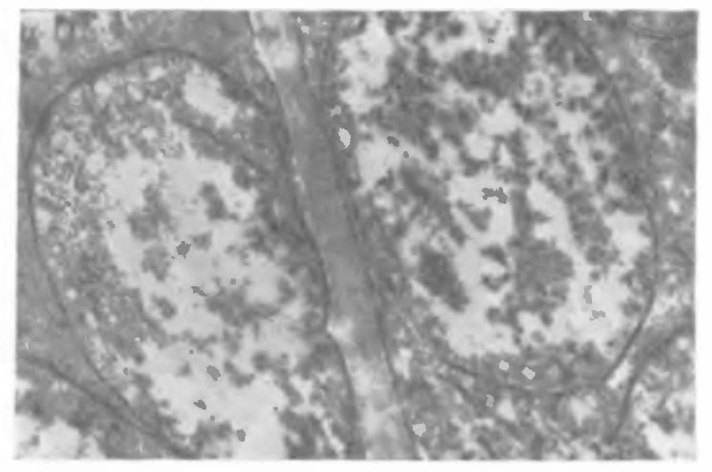



Рис. 163. Начальный период формирования артроспор в бактероидах клевера. Увел. ×30 000.

Состояние растения-хозяина оказывает влияние на длительность функционирования клубенька. Так, по данным Ф. Ф. Юхимчука (1957), кастрируя или удаляя цветы люпина, можно продлить период его вегетации и вместе с тем время активной деятельности клубеньковых бактерий.

Клубеньки многолетних растений, в отличие от клубеньков однолетних, могут функционировать в течение многих лет. Так, например, карагана имеет многолетние клубеньки, в которых процесс старения клеток идет одновременно с образованием новых. У вистерии (глицинии китайской) также функционируют многолетние клубеньки, образуя на корнях хозяина шаровидные вздутия. К концу вегетационного периода бактероидная ткань многолетних клубеньков деградирует, но весь клубенек не отмирает. На следующий год он вновь начинает функционировать.

Факторы, определяющие симбиотические взаимоотношения клубеньковых бактерий с бобовыми растениями. Для симбиоза, обеспечивающего хорошее развитие растений, необходим определенный комплекс условий среды. Если условия окружающей среды будут неблагоприятными, то, даже несмотря на высокую вирулентность, конкурентную способность и активность микросимбионта, эффективность симбиоза будет низкой.

Для развития клубеньков оптимальная влажность 60—70% от полной влагоемкости почвы. Минимальная влажность почвы, при которой еще возможно развитие клубеньковых бактерий в почве, приблизительно равна 16% от полной влагоемкости. При влажности ниже этого предела клубеньковые бактерии обычно уже не размножаются, но тем не менее они не погибают и могут длительное время сохраняться в неактивном состоянии. Недостаток влаги приводит и к отмиранию уже сформировавшихся клубеньков.

Нередко в районах с недостаточным увлажнением многие бобовые растения развиваются, не образуя клубеньков.

Поскольку размножение клубеньковых бактерий в отсутствие влаги не происходит, в случае засушливой весны инокулированные (искусственно зараженные) семена необходимо вносить глубже в почву. Например, в Австралии семена с нанесенными на них клубеньковыми бактериями глубоко заделывают в почву. Интересно, что клубеньковые бактерии почв засушливого климата более стойко переносят засуху, чем бактерии почв влажного климата. В этом проявляется их экологическая приспособленность.

Избыточная влажность, как и ее недостаток, также неблагоприятна для симбиоза — из-за снижения степени аэрации в зоне корней ухудшается снабжение корневой системы растения кислородом. Недостаточная аэрация отрицательно влияет и на живущие в почве клубеньковые бактерии, которые, как известно, лучше размножаются при доступе кислорода. Тем не менее высокая аэрация в зоне корней приводит к тому, что кислород начинают связывать восстановители молекулярного азота, снижая степень азотфиксации клубеньков.

Важную роль во взаимоотношениях клубеньковых бактерий и бобовых растений играет температурный фактор. Температурные характеристики разных видов бобовых растений различны. Также и разные штаммы клубеньковых бактерий имеют свои определенные температурные оптимумы развития и активной фиксации азота. Следует отметить, что оптимальные температуры развития бобовых расте-

ний, образования клубеньков и азотфиксации не совпадают. Так, в природных условиях образование клубеньков может наблюдаться при температурах несколько выше 0 °C, азотфиксация при таких условиях практически не происходит. Возможно, лишь арктические симбиозирующие бобовые растения связывают азот при очень низких температурах. Обычно же этот процесс происходит лишь при 10 °C и выше. Максимальная азотфиксация ряда бобовых растений наблюдается при 20—25 °C. Температура выше 30 °C отрицательно влияет на процесс азотонакопления.

Экологическая адаптация к температурному фактору у клубеньковых бактерий значительно меньше, чем у многих типичных сапрофитных форм. По мнению Е. Н. Мишустина (1970), это объясняется тем, что естественной средой обитания клубеньковых бактерий являются ткани растений, где температурные условия регулируются растением-хозяином.

Большое влияние на жизнедеятельность клубеньковых бактерий и образование клубеньков оказывает реакция почвы. Для разных видов и даже штаммов клубеньковых бактерий значение pH среды обитания несколько различно. Так, например, клубеньковые бактерии клевера более устойчивы к низким значениям pH, чем клубеньковые бактерии люцерны. Очевидно, здесь также сказывается адаптация микроорганизмов к среде обитания. Клевер растет на более кислых почвах, чем люцерна. Реакция почвы как экологический фактор оказывает влияние на активность и вирулентность клубеньковых бактерий. Наиболее активные штаммы, как правило, легче выделить из почв с нейтральными значениями pH. В кислых почвах чаще встречаются неактивные и слабовирулентные штаммы. Кислая среда (pH 4,0—4,5) оказывает непосредственное влияние и на растения, в частности нарушая синтетические процессы обмена веществ растений и нормальное развитие корневых волосков. В кислой среде у инокулированных растений резко сокращается срок функционирования бактероидной ткани, что ведет к снижению степени азотфиксации.

В кислых почвах, как отмечает А. В. Петербургский, в почвенный раствор переходят соли алюминия и марганца, неблагоприятно действующие на развитие корневой системы растений и процесс азотоусвоения, а также снижается содержание усвояемых форм фосфора, кальция, молибдена и углекислоты. Неблагоприятную реакцию почвы лучше всего устраняет известкование.

Размеры симбиотической азотфиксации определяются в значительной степени условиями питания растения-хозяина, а не клубеньковых бактерий. Клубеньковые бактерии как эндотрофные симбионты растений зависят в основном от растения при получении углеродсодержащих веществ и минеральных элементов питания.

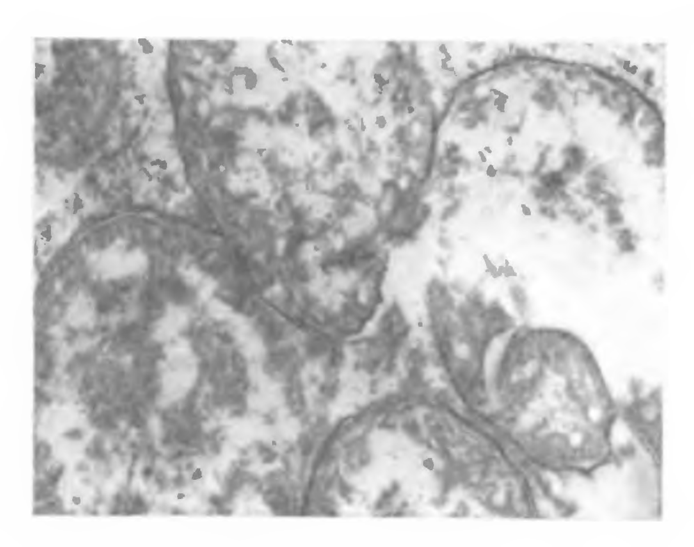
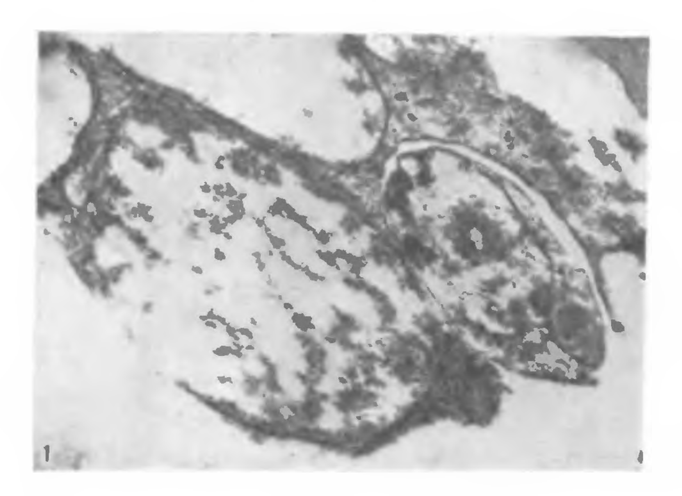


Рис. 164. Бактероид со сформировавшейся артроспорой клубеньковой бактерии клевера. Увел. ×35 000.

Для клубеньковых бактерий ткань хозяина представляет такую питательную среду, которая может удовлетворить даже самый требовательный штамм вследствие содержания в ткани всех типов питательных веществ. Тем не менее после внедрения клубеньковых бактерий в ткань растения-хозяина их развитие определяется не только внутренними процессами, но и в значительной степени зависит от действия внешних факторов, оказывающих влияние на весь ход инфекционного процесса. Содержание или отсутствие того или иного питательного вещества в окружающей среде может быть определяющим моментом для проявления симбиотической азотфиксации.

Степень обеспеченности бобовых растений доступными формами минеральных соединений азота определяет эффективность симбиоза. На основании многочисленных лабораторных и вегетационных опытов известно, что чем больше азотсодержащих соединений в окружающей среде, тем с бо́льшим трудом внедряются бактерии в корень.

Сельскохозяйственная практика требует однозначно решить задачу — целесообразнее удобрять бобовые культуры азотом или же правы те исследователи, которые утверждают, что минеральный азот подавляет симбиотическую азотфиксацию бобовых культур и поэтому экономически выгоднее такие растения азотом не удобрять. На кафедре агрономической и биологической химии Московской сельскохо-



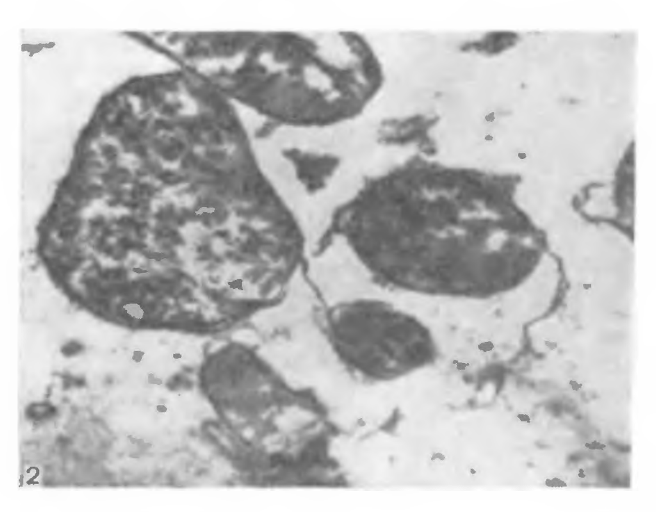


Рис. 165. Миграция артроспор в окружающую среду из клубеньков: *1* — клевера (увел. × 17 000), *2* — люцерны (увел. × 23 000).

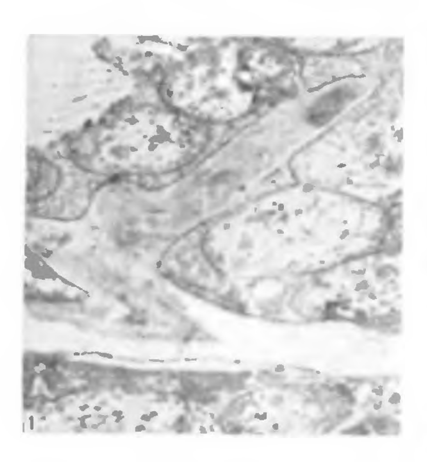




Рис. 166. Прекратившие функционировать интерцеллюлярная (*1*) и интрацеллюлярная (*2*) инфекционные нити в клубеньках клевера. Увел. × 10 000.

зяйственной академии им. К. А. Тимирязева были проведены опыты, результаты которых дали возможность получить картину поведения симбионтов в условиях вегетационных и полевых опытов при обеспеченности растений разными дозами азота в среде. Установлено, что повышение содержания растворимых азотсодержащих соединений в среде в полевых условиях при оптимальных условиях произрастания растений не препятствует их симбиозу с клубеньковыми бактериями. Снижение доли атмосферного азота, усваиваемого растениями при повышенной обеспеченности минеральным азотом, имеет только относительный характер. Абсолютное количество азота, усвоенного бактериями из атмосферы, практически не снижается, даже нередко увеличивается по сравнению с растениями, выращивающимися в присутствии клубеньковых бактерий, но без внесения в почву азота.

Большое значение в активации усвоения азота бобовыми растениями имеет фосфорное питание. При низком содержании фосфора в среде проникновение бактерий в корень происходит, но клубеньки при этом не образуются. Бобовым растениям присущи некоторые особенности в обмене фосфорсодержащих соединений. Семена бобовых отличаются повышенным содержанием фосфора. Запасной фосфор при прорастании семян используется не так, как у других культур,— сравнительно равномерно для формирования всех органов, а в большей степени сосредоточиваясь в корнях. Поэтому в ранние сроки развития бобовые растения, в отличие от злаковых, в большей степени удовлетворяют свои потребности в фосфоре за счет семядолей, а не запасов почвы. Чем крупнее семена, тем меньше бобовые растения зависят от фосфора почвы. Однако при симбиотическом способе существования потребность бобовых растений в фосфоре выше, чем при автотрофном. Поэтому при недостатке фосфора в среде у инокулированных растений ухудшается снабжение растений азотом.

Бобовые растения, как известно, выносят с урожаем значительно больше калия, чем другие сельскохозяйственные культуры. Поэтому калийные и особенно фосфорно-калийные удобрения существенно повышают продуктивность азотфиксации бобовыми растениями.

Положительное действие калия на образование клубеньков и интенсивность азотфиксации связано в значительной степени с физиологической ролью калия в углеводном обмене растения.

Кальций нужен не только для устранения излишней кислотности почвы. Он играет специфическую роль в развитии клубеньковых бактерий и обеспечении нормального симбиоза

бактерий с растением-хозяином. Потребность клубеньковых бактерий в кальции частично может быть компенсирована стронцием. Интересно, что клубеньковые бактерии тропических культур, растущих на кислых латеритных почвах, не нуждаются в кальции. В этом опять проявляется экологическая адаптация клубеньковых бактерий, поскольку тропические почвы содержат очень небольшие количества кальция.

Для симбиотической азотфиксации необходимы также магний, сера и железо. При недостатке магния тормозится размножение клубеньковых бактерий, снижается их жизнедеятельность, подавляется симбиотическая азотфиксация. Сера и железо оказывают также благоприятное влияние на образование клубеньков и процесс азотфиксации, в частности играя несомненную роль в синтезе леггемоглобина.

Из микроэлементов особо отметим роль молибдена и бора. При недостатке молибдена клубеньки плохо образуются, в них нарушается синтез свободных аминокислот и подавляется синтез леггемоглобина. Молибден вместе с другими элементами с переменной валентностью (Fe, Co, Cu) служит посредником при переносе электронов в окислительно-восстановительных ферментных реакциях. При дефиците бора в клубеньках не формируются сосудистые пучки, и вследствие этого нарушается развитие бактероидной ткани.

На формирование клубеньков у бобовых растений большое влияние оказывает углеводный обмен растений, определяемый рядом факторов: фотосинтезом, наличием в среде углекислого газа, физиологическими особенностями растений. Улучшение углеводного питания благоприятно сказывается на инокуляционном процессе и азотонакоплении. С практической точки зрения большой интерес представляет использование соломы и соломистого свежего навоза для удобрения бобовых растений как источника углеводов. Но в первый год после внесения соломы в почву при ее разложении накапливаются токсические вещества. Следует отметить, что не все виды бобовых растений чувствительны к токсическим продуктам распада соломы; горох, например, не реагирует на них.

Определенное значение в симбиозе клубеньковых бактерий и бобовых растений имеют биологические факторы.

Большое внимание уделяется влиянию ризосферной микрофлоры на клубеньковые бактерии, которое может иметь как стимуляционный, так и антагонистический характер в зависимости от состава микроорганизмов ризосферы.

Много работ посвящено изучению фагов клубеньковых бактерий. Большинство фагов способны лизировать различные виды бактерий, некоторые специализированы лишь в отношении отдельных видов или даже штаммов клубеньковых бактерий. Фаги могут препятствовать внедрению бактерий в корень, вызывать лизис клеток в ткани клубенька. Фаги наносят большой ущерб, лизируя препараты клубеньковых бактерий на заводах, вырабатывающих нитрагин.

Среди различных видов насекомых, наносящих вред клубеньковым бактериям, особенно выделяется полосатый клубеньковый долгоносик, личинки которого разрушают клубеньки на корнях многих видов бобовых растений (главным образом однолетних). Широко распространен и щетинистый клубеньковый долгоносик.

Ранней весной самки клубеньковых долгоносиков откладывают от 10 до 100 яиц. Через 10—15 дней из яиц развиваются небольшие (до 5,5 *мм*), червеобразные, согнутые, белые, со светло-бурой головкой личинки, питающиеся преимущественно клубеньками и корневыми волосками. Только что вылупившиеся личинки проникают в клубенек и питаются его содержимым. Более взрослые личинки разрушают клубеньки снаружи. Одна личинка за 30—40 дней уничтожает 2—6 клубеньков. Особенно большой вред они наносят в сухую и жаркую погоду, когда развитие растений замедляется.

Клубеньки люцерны и некоторых других видов бобовых растений повреждает также большой люцерновый долгоносик.

Самки жука откладывают до 400 яиц, из которых развиваются безногие, дугообразные, желтовато-белые, с бурой головкой, покрытые бурыми щетинками личинки. Их длина 10—14 *мм*. Цикл развития большого люцернового долгоносика протекает в течение двух лет.

Наличие нематод в корневой зоне различных видов бобовых растений отмечают многие исследователи. В прикорневой зоне гороха, например, обнаружено 47 видов нематод, среди них 25 паразитических.

На корнях молодых растений фасоли, люпина, клевера может паразитировать широко распространенная ростковая нематода. Самки этого вида, питающиеся корнями растений, откладывают яйца в ткани растения. Весь жизненный цикл развивающейся из яиц нематоды протекает обычно внутри тканей.

В степных районах на корнях люцерны, клевера и сои обнаружена степная нематода. Самки перед откладкой яиц проникают в корень, куда откладывают от 12 до 20 яиц. В корнях личинки проходят три личиночные стадии развития, нарушая функции корня и клубеньков.

Распространение клубеньковых бактерий в природе. Являясь симбиотическими организмами, клубеньковые бактерии распространяются в почвах, сопутствуя определенным видам бобовых растений. После разрушения клубеньков клетки клубеньковых бактерий попадают в почву и переходят к существованию за счет различных органических веществ подобно другим почвенным микроорганизмам. Почти повсеместное распространение клубеньковых бактерий является доказательством высокой степени их адаптируемости к различным почвенно-климатическим условиям, способности вести симбиотический и сапрофитный способ жизни.

Схематизируя имеющиеся к настоящему времени данные по распространению клубеньковых бактерий в природе, можно сделать следующие обобщения.

В целинных и окультуренных почвах присутствуют обычно в больших количествах клубеньковые бактерии тех видов бобовых растений, которые имеются в составе дикой флоры или культивируются длительное время в данной местности. Численность клубеньковых бактерий всегда наивысшая в ризосфере бобовых растений, несколько меньше их в ризосфере других видов и мало в почве вдали от корней.

В почвах встречаются как эффективные, так и неэффективные клубеньковые бактерии. Имеется много данных о том, что длительное сапрофитное существование клубеньковых бактерий, особенно в почвах с неблагоприятными свойствами (кислых, засоленных), ведет к снижению и даже утрате активности бактерий.

Перекрестная заражаемость разных видов бобовых растений нередко приводит в природе и сельскохозяйственной практике к появлению на корнях клубеньков, недостаточно активно фиксирующих молекулярный азот. Это, как правило, зависит от отсутствия в почве соответствующих видов клубеньковых бактерий.

Особенно часто такое явление наблюдается при использовании новых видов бобовых растений, которые либо заражаются неэффективными видами бактерий перекрестных групп, либо развиваются без клубеньков.

Клубеньки у растений, не относящихся к бобовым. *Корневые клубеньки* или образования, напоминающие клубеньки, широко распространены на корнях не только бобовых растений. Они обнаружены у голосеменных и покрытосеменных двудольных растений.

Имеется до 200 видов различных растений, связывающих азот в симбиозе с микроорганизмами, образующими клубеньки на их корнях (или листьях).

Клубеньки голосеменных растений (порядки Cycadales — саговники, Ginkgoales — гинкговые, Coniferales — хвойные) имеют ветвящуюся коралловидную, сферическую или четковидную форму. Они представляют собой утолщенные, видоизмененные боковые корни. Природа возбудителя, вызывающего их образование, до сих пор не выяснена. Эндофиты голосеменных растений относят и к грибам (фикомицетам), и к актиномицетам, и к бактериям, и к водорослям. Некоторые исследователи предполагают существование множественного симбиоза. Например, считают, что у саговников в симбиозе принимают участие азотобактер, клубеньковые бактерии и водоросли. Также не решен вопрос и о функции клубеньков у голосеменных. Ряд ученых пытается в первую очередь обосновать роль клубеньков как азотфиксаторов. Некоторые исследователи рассматривают клубеньки подокарповых как резервуары воды, а клубенькам саговников нередко приписывают функции воздушных корней.

У ряда представителей покрытосеменных двудольных растений клубеньки на корнях были обнаружены свыше 100 лет назад.

Сначала остановимся на характеристике клубеньков деревьев, кустарников и полукустарников (семейства Coriariaceae, Myricaceae, Betulaceae, Casuarinaceae, Elaeagnaceae, Rhamnaceae), входящих в эту группу. Клубеньки большинства представителей данной группы — коралловидные гроздья розово-красного цвета, с возрастом приобретающие коричневую окраску. Имеются данные о наличии в них гемоглобина. У видов рода Elaeagnus (лоховые) клубеньки белого цвета.

Нередко клубеньки имеют большие размеры. У казуарин (Casuarina) они достигают в длину 15 *см*. Функционируют несколько лет.

Растения с клубеньками распространены в разных климатических поясах или приурочены к определенному ареалу. Так, Shepherdia и Ceanothus встречаются только в Северной Америке, Casuarina — преимущественно в Австралии. Значительно шире распространены лоховые и облепиха.

Многие растения рассматриваемой группы произрастают на бедных питательными элементами почвах — песках, дюнах, скальных породах, болотах.

Подробнее всего изучены клубеньки ольхи (Alnus), в частности A. glutinosa, обнаруженные еще в 70-х годах прошлого столетия М. С. Ворониным (рис. 167). Существует предположение, что клубеньки свойственны не только современным, но и вымершим видам ольхи, поскольку их находили на корнях ископаемой ольхи в третичных отложениях долины реки Алдана — в Якутии.

Эндофит в клубеньках полиморфен. Он обычно встречается в виде гиф, везикул и бактероидов (рис. 168). Таксономическое положение эндофита до сих пор не установлено, поскольку многочисленные попытки выделить его в чистую культуру оказывались бесплодными, а если и удавалось выделить культуры, они оказывались невирулентными.

Основное значение всей этой группы растений, по-видимому, заключается в способности фиксировать молекулярный азот в симбиозе с эндофитом. Произрастая в областях, где разведение сельскохозяйственных растений с точки зрения экономики нерационально, они играют роль пионеров в освоении земли. Так, ежегодная прибавка азота в почве дюн Ирландии (мыс Верде) под посадками Casuarina equisetifolia достигает 140 *кг/га*. Содержание азота в почве под ольхой на 30—50% выше, чем под березой, сосной, ивой. В высушенных листьях ольхи азота вдвое больше, чем в листьях других древесных растений. По расчетам А. Виртанена (1962), роща ольхи (в среднем 5 растений на 1 $м^2$) дает за 7 лет прибавку азота 700 *кг/га*.

Значительно реже клубеньки встречаются у представителей семейства Zygophyllaceae (парнолистниковые). Впервые они были обнаружены Б. Л. Исаченко (1913) на корневой системе Tribulus terrestris. Позднее клубеньки были найдены и у других видов якорцев.

Большинство представителей семейства Zygophyllaceae — ксерофитные кустарники или многолетние травы. Они распространены в пустынях тропических и субтропических областей, растут и на песчаных дюнах, пустошах и болотах умеренного пояса.

Интересно отметить, что такие тропические растения, как парнолистник ярко-красный, образуют клубеньки только при высокой температуре и низкой влажности почвы. Увлажнение почвы до 80% от полной влагоемкости препятствует формированию клубеньков. Как известно, у бобовых растений умеренного климата наблюдается обратное явление. При недостаточной влажности они не образуют клубеньков.

Клубеньки у растений семейства парнолистниковых различаются размерами и расположением на корневой системе. Крупные клубеньки обычно развиваются на главном корне и близко от поверхности почвы. Более мелкие находятся на боковых корнях и на большей глубине. Иногда клубеньки образуются на стеблях, если они лежат на поверхности почвы.

Клубеньки у якорцев наземных на песках вдоль Южного Буга имеют вид мелких белых слегка заостренных или круглых бородавок.



Рис. 167. Клубеньки на корнях ольхи (по Дж. Бекингу).

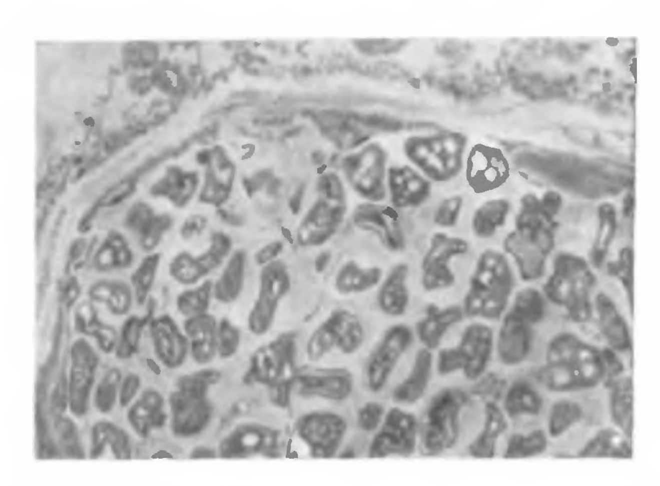


Рис. 168. Клубеньковая ткань ольхи (по Дж. Бекингу).

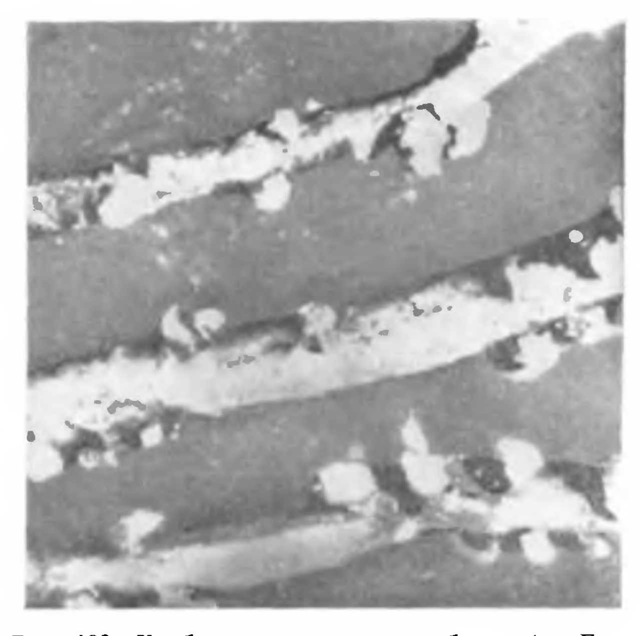


Рис. 169. Клубеньки на корнях трибулюс (по Е. и О. Аллен).



Рис. 170. Клубеньки на корнях вейника лесного (по И. Л. Клевенской).

Они обычно покрыты сплетением грибных гиф, проникающих внутрь коры корня.

У парнолистника ярко-красного клубеньки представляют собой концевые утолщения боковых корней растений. В клубеньках обнаруживаются бактероиды; бактерии очень напоминают клубеньковые.

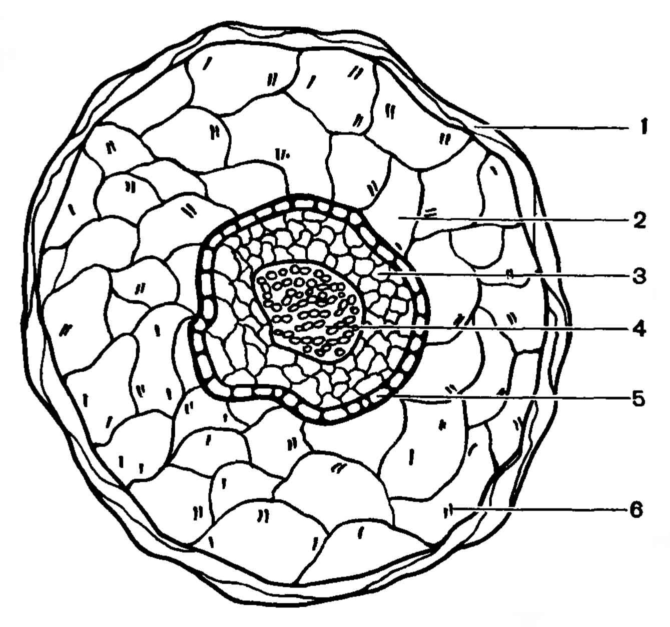


Рис. 171. Схема строения клубенька вейника лесного:

1 — кора; 2 — коровая паренхима; 3 — перициклическая паренхима; 4 — сосудистый пучок; 5 — эндодерма; 6 — бактерии (по И. Л. Клевенской).

Клубеньки тропических растений Tribulus cistoides твердые, округлые, около 1 *мм* в диаметре, соединены с корнями широким основанием, на старых корнях нередко мутовчатые. Чаще располагаются на корнях, чередуясь, с одной или с двух сторон (рис. 169). Для клубеньков характерно отсутствие зоны меристемы. Подобное явление отмечается при образовании клубеньков у хвойных растений. Клубенек поэтому возникает за счет деления клеток перицикла стелы.

Гистологическое изучение клубеньков Tribulus cistoides на разных стадиях развития показало, что в них отсутствуют микроорганизмы. На основании этого, а также скопления в клубеньках больших количеств крахмала их считают образованиями, выполняющими функцию обеспечения растений запасными питательными веществами.

Клубеньки вейника лесного — сферические или несколько удлиненные образования до 4 *мм* в диаметре, плотно сидящие на корнях растений (рис. 170). Цвет молодых клубеньков чаще всего белый, изредка розоватый, старых — желтый и бурый. Клубенек связан с центральным цилиндром корня широким сосудистым пучком. Так же как и у Tribulus cistoides, клубеньки вейника имеют кору, коровую паренхиму, эндодерму, перициклическую паренхиму и сосудистый пучок (рис. 171).

Бактерии в клубеньках вейника лесного очень напоминают клубеньковых бактерий бобовых растений.

Клубеньки найдены на корнях капусты и редьки — представителей семейства крестоцветных. Предполагается, что их образуют бактерии, которые обладают способностью связывать молекулярный азот.

Среди растений семейства мареновых клубеньки встречаются у кофейных Coffea robusta и Coffea klainii. Они дихотомически ветвятся, иногда уплощены и имеют вид опахала. В тканях клубенька встречаются бактерии и бактероидные клетки. Бактерии, по мнению Стейарта (1932), относятся к Rhizobium, но названы им Bacillus coffeicola.

Клубеньки у растений семейства розанных были обнаружены на дриаде (куропаточьей траве). У двух других представителей этого семейства — Purshia tridentata и Cercocarpus betuloides — описаны типичные коралловидные клубеньки. Однако никаких данных о строении этих клубеньков и природе их возбудителя в литературе нет.

Из семейства вересковых можно упомянуть только одно растение — медвежье ушко (или толокнянка), имеющее клубеньки на корневой системе. Многие авторы считают, что это коралловидные эктотрофные микоризы.

У покрытосеменных однодольных растений клубеньки распространены среди представителей семейства злаковых: лисохвоста лугового, мятлика лугового, волоснеца сибирского и волоснеца солончакового. Клубеньки образуются на концах корней; бывают продолговатыми, округлыми, веретеновидными. У лисохвоста молодые клубеньки светлые, прозрачные или полупрозрачные, с возрастом приобретают бурую или черную окраску. Данные о наличии бактерий в клетках клубеньков разноречивы.

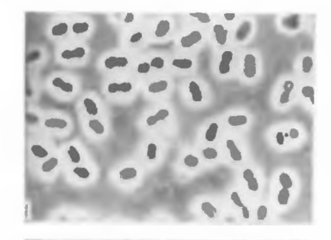
Листовые клубеньки. Известно свыше 400 видов различных растений, образующих клубеньки на листьях. Наиболее хорошо изучены клубеньки у Pavetta и Psychotria. Они располагаются на нижней поверхности листьев вдоль основной жилки или рассеяны между боковыми жилками, имеют интенсивный зеленый цвет. В клубеньках сконцентрированы хлоропласты и танин. При старении на клубеньках часто появляются трещины.

Сформировавшийся клубенек заполнен бактериями, инфицирующими листья растения, очевидно, в момент прорастания семян. При выращивании стерильных семян клубеньки не возникают и растения развиваются хлоротичными. Выделенные из листовых клубеньков Psychotria bacteriophyla бактерии оказались принадлежащими к роду Klebsiella (K. rubiacearum). Бактерии фиксируют азот не только в симбиозе, но и в чистой культуре — до 25 *мг* азота на 1 *г* использованного сахара. Надо полагать, что они играют немаловажную роль в азотном питании растений на малоплодородных почвах. Есть основания полагать, что они снабжают растения не только азотом, но и биологически активными веществами.

Иногда на поверхности листьев можно увидеть глянцевые пленки или разноцветные пятна. Их образуют микроорганизмы филлосферы — особая разновидность эпифитных микроорганизмов, которые также участвуют в азотном питании растений. Бактерии филлосферы преимущественно олигонитрофилы (живут за счет ничтожных примесей азотсодержащих соединений в среде и, как правило, фиксируют небольшие количества молекулярного азота), тесно контактирующие с растением.

СВОБОДНОЖИВУЩИЕ АЗОТФИКСИРУЮЩИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ. АЗОТОБАКТЕР (AZOTOBACTER)

В 1901 году Бейеринк выделил из почвы аэробную неспорообразующую грамотрицательную бактерию, фиксирующую молекулярный азот, и назвал ее Azotobacter chroococcum (в родовом названии отражена способность бактерии фиксировать азот, в видовом — способность синтезировать коричневый пигмент — chroo и образовывать кокковидные клетки — coccum). Азотобактер — типичный представитель свободноживущих микроорганизмов. Свободноживущие — это все те микроорганизмы, которые живут в почве независимо от того, развивается вблизи растение или нет.



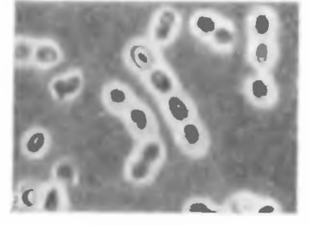


Рис. 172. Клетки Az. vinelandii (*1*), Az. chroococcum (*2*) и Az. agilis (*3*). Увел. × 1000. (По Г. Иенсену.)

Культуры азотобактера в лабораторных условиях отличаются полиморфизмом. Клетки разных видов азотобактера в молодом возрасте показаны на рисунке 172. Молодые клетки азотобактера подвижны; они имеют многочисленные или единичные жгутики (рис. 173). У азотобактера обнаружены выросты, подобные фимбриям (рис. 174). В старых культурах клетки азотобактера покрываются плотной оболочкой, образуя цисты. Они могут прорастать, давая начало молодым клеткам (рис. 175).

Полиморфизм азотобактера зависит в значительной степени от состава среды, на которой он выращивается. На среде с этиловым спиртом (в качестве единственного источника углерода) азотобактер длительное время сохраняет подвижность и форму палочек. В то же время




Рис. 173. Делящиеся клетки азотобактера (A. agilis), видны перитрихиальные жгутики (*1*), у A. macrocytogenes видны полярные жгутики (*2*) (по А. Бейлю и др.).

на многих других средах полиморфизм проявляется очень резко.

На плотных питательных средах, не содержащих азота, азотобактер образует крупные слизистые, иногда морщинистые колонии (рис. 176), окрашивающиеся при старении в желтовато-зеленоватый, розовый или коричнево-черный цвет. Колониям разных видов азотобактера присуща своя специфическая пигментация.

К настоящему времени известен ряд видов азотобактера: Azotobacter chroococcum, Az. beijerinckii, Az. vinelandii, Az. agilis, Az. nigricans, Az. galophilum.

Источником азота для азотобактера могут служить разнообразные минеральные (соли аммония, азотной и азотистой кислот) и органические (мочевина, различные аминокислоты) соединения. Однако если азотобактер развивается только за счет связанного в среде азота, он не выполняет своей основной функции — фиксации молекулярного азота. Азотобактер обычно фиксирует до 10—15 *мг* молекулярного азота на 1 *г* использованного источника углерода (например, глюкозы, сахарозы). Эта величина сильно колеблется в зависимости от условий выращивания культуры, состава питательной среды, ее кислотности, температуры, аэрации.

По отношению к источникам углерода В. Л. Омелянский (1923) назвал азотобактер полифагом («всеядным»).

Азотобактер хорошо усваивает разнообразные углеводы (моно- и дисахара, некоторые полисахариды), органические кислоты, многоатомные спирты (глицерин, маннит) и другие вещества.

Многим исследователям удавалось выращивать азотобактер в чашках с питательной средой без азота и углерода, если чашки были помещены в камеру, где находились пары ацетона, этилового спирта или некоторых других органических соединений. В присутствии легкодоступных форм углеродсодержащих соединений азотобактер может частично использовать углекислоту из атмосферы. Повышение концентрации углекислого газа до 0,5% в воздухе несколько стимулирует развитие азотобактера. Но азотобактером лучше усваиваются легкодоступные формы углеродсодержащих органических соединений. В почве запас подвижного органического вещества невелик, поэтому именно недостаток легкодоступных соединений углерода в первую очередь ограничивает развитие азотобактера в природных условиях.

Какие же органические соединения может использовать в почве азотобактер? Перегнойные вещества почвы азотобактером практиче-

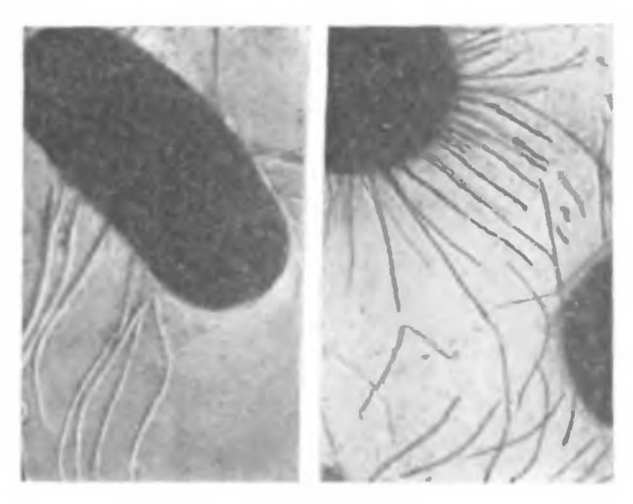


Рис. 174. Фимбриоподобные образования у клеток азотобактера. Увел. × 24 000. (По Э. В. Болтянской.)

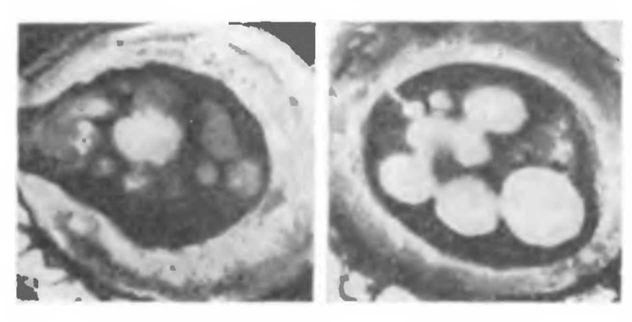


Рис. 175. Цисты азотобактера (по Й. Чану и др.). Зрелая циста, наполненная гранулами жира и окруженная толстой плотной оболочкой (справа), и прорастающая циста (растущая молодая клетка разрывает оболочку цисты — слева). Увел. × 35 000.



Рис. 176. Развитие колоний A. chroococcum вокруг комочков почвы на безазотной среде.

ски не усваиваются. Поэтому в почвах, даже очень богатых перегноем, при отсутствии свежих органических остатков интенсивного размножения азотобактера не происходит.

Однако, если в почве имеются органические соединения и продукты распада растительных и животных клеток, азотобактер развивается хорошо. В частности, он усиленно размножается в почвах, удобренных соломой и соломистым навозом, а также в разнообразных компостах, содержащих целлюлозу. Азотобактер хорошо ассимилирует вещества, образующиеся при распаде целлюлозы.

Развитие азотобактера и фиксация им азота в значительной степени зависят от наличия в среде фосфора. Источником фосфора могут служить как органические, так и минеральные фосфорсодержащие соединения. Высокая чувствительность азотобактера к фосфору позволила разработать микробиологический метод определения потребности почв в фосфорных удобрениях.

В качестве тест-организма в этом методе используется азотобактер. Микробиологические методы определения потребности почвы в удобрении имеют ряд преимуществ перед химическими анализами, хотя, безусловно, уступают в точности.

Важную роль в обмене веществ азотобактера играет кальций. Этот элемент необходим азотобактеру при питании как молекулярным, так и аммонийным азотом (Г. Н. Зайцева, 1965). Недостаток кальция в среде приводит к сильной вакуолизации клеток и их вздутию.

Высокая чувствительность азотобактера к кальцию, так же как и к фосфору, используется для определения потребности почв в известковании.

Микроэлементы (молибден, бор, ванадий, железо, марганец) необходимы азотобактеру в первую очередь для осуществления процесса азотфиксации. Потребность в микроэлементах определяется в значительной степени геохимическими условиями существования азотобактера в почвах. Штаммы микроорганизма, выделенные из почв с высоким естественным содержанием того или иного микроэлемента, нуждаются, как правило, в более высоких концентрациях этих элементов.

Интересно, что радиоактивные элементы (радий, торий, уран) оказывают стимулирующий эффект на развитие азотобактера и процесс азотфиксации.

Азотобактер чрезвычайно чувствителен к реакции среды. Оптимальная для его развития область pH 7,2—8,2. Однако азотобактер способен развиваться и на средах с pH от 4,5 до 9,0; кислая реакция среды неблагоприятно действует на его развитие. Из кислых почв выделяются неактивные формы азотобактера, утратившие способность связывать молекулярный азот.

Большое влияние на развитие азотобактера оказывает влажность почвы. Клетки азотобактера имеют меньшее осмотическое давление, чем клетки грибов и актиномицетов; потребность во влаге аналогична потребности высших растений. Азотобактер распространен в пресных водоемах, илах, затопляемых рисовых полях, сточных водах, сильно увлажненных почвах, на водных растениях в прудах и водохранилищах. Это свидетельствует о его высокой степени гидрофильности. На основании высокой потребности во влаге почвенных форм азотобактера предполагается, что предки некоторых морских и почвенных видов азотобактера могли быть общими.

В отношении температуры азотобактер является типичным мезофильным организмом, с оптимумом развития около 25—30 °С. Понижение температуры азотобактер переносит хорошо, поэтому зимой даже в северных широтах численность его клеток в почве заметно не уменьшается.

Из биологических факторов, влияющих на развитие азотобактера, следует прежде всего отметить почвенные микроорганизмы. Они могут оказывать влияние на жизнедеятельность азотобактера в почве косвенно, изменяя, например, pH или окислительно-восстановительные условия, и непосредственно, вырабатывая питательные и биологически активные вещества. Так, активирующее влияние целлюлозоразрушающих и маслянокислых микроорганизмов на развитие азотобактера и его антагонистические отношения с представителями почвенной микрофлоры отмечали многие советские и зарубежные исследователи. Биоценоз микроорганизмов, формирующийся в условиях той или иной почвы, меняется в значительной степени под влиянием растительного покрова. И азотобактер как член биоценоза также зависит от этого фактора. С помощью метода радиоавтографии установлено, что при нанесении меченных по фосфору клеток азотобактера на семена зерновых культур клетки обычно концентрируются вокруг растущей корневой системы проростков.

Имеются, однако, данные, что клеток азотобактера в ризосфере растений очень мало. В самом лучшем случае (при полном отсутствии антагонистов и благоприятных окружающих условиях) их количество не превышает 1% от общего числа ризосферной микрофлоры.

Культуры азотобактера, как правило, образуют значительное количество биологически активных веществ: витамины группы В, никотиновую и пантотеновую кислоты, биотин, гете-

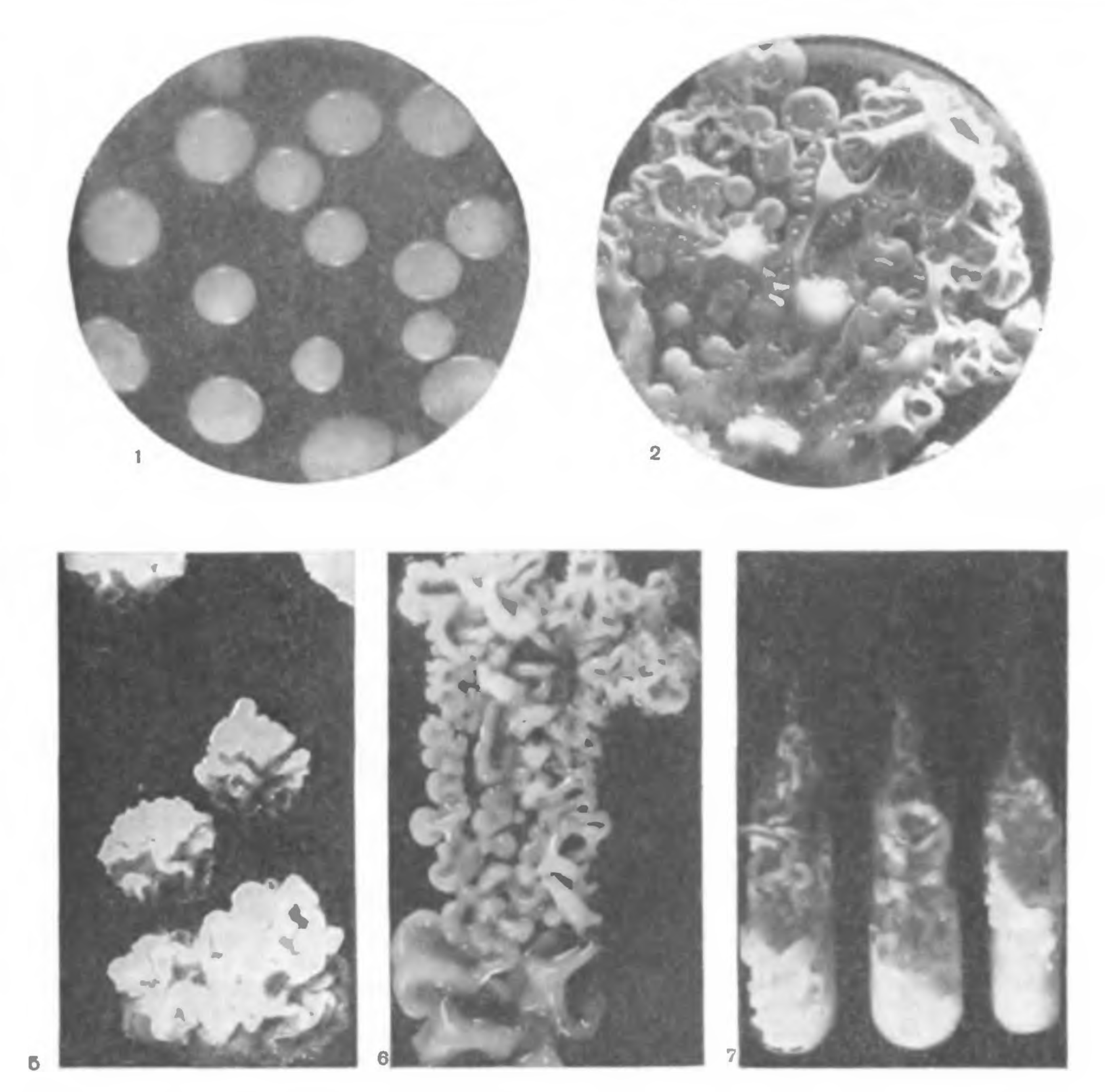
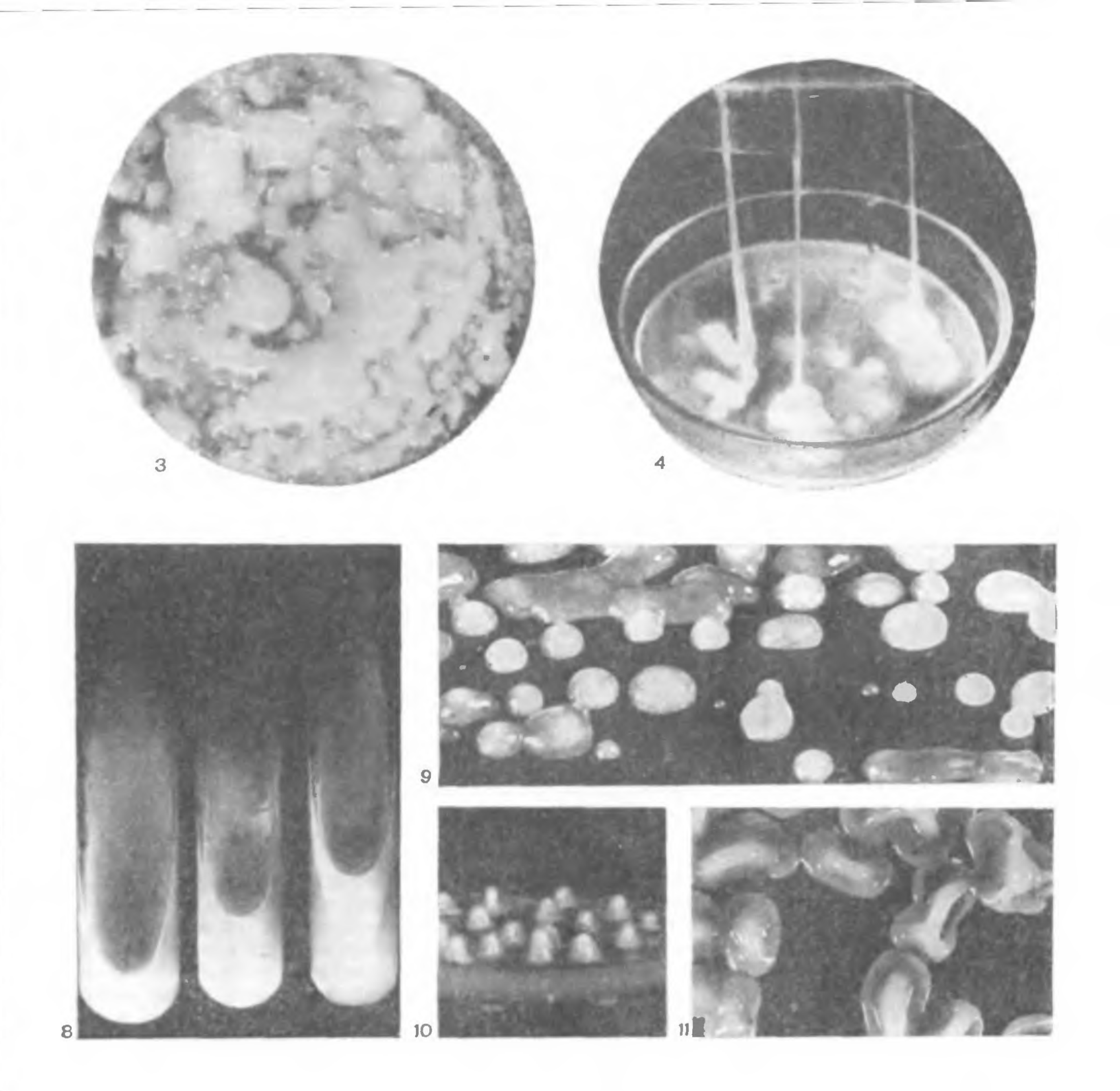


Рис. 177. Колонии бейеринкии разных типов (гладкие и складчатые варианты): *1—4*, *6—8*, *10* — по Н. И. Гогорикидзе; *5*, *9*, *11* — по Дж. Бекингу.

роауксин и гиббереллин. Однако, несмотря на то что культуры азотобактера вырабатывают целую серию биологически активных веществ, внесение витаминов, гиббереллина и гетероауксина в среду ускоряет рост азотобактера. Реакция на дополнительное внесение витаминов в среду является индивидуальной особенностью штаммов.

Азотобактер может продуцировать ростовые вещества типа ауксинов. Это подтверждается опытами, в которых было установлено образование дополнительных корешков у черенков фасоли под влиянием ауксинов, вырабатываемых азотобактером. Биологический тест — карликовая форма гороха сорта Пионер — позволяет определить в культуре азотобактера гиббереллиноподобные соединения.

Все эти соединения в совокупности способны стимулировать прорастание семян растений и ускорять их рост в тех, конечно, случаях, когда на корневой системе растений находится достаточное количество клеток азотобактера.



Кроме того, была обнаружена антагонистическая активность азотобактера по отношению к возбудителям бактериальных болезней растений. Азотобактер синтезирует фунгистатический (задерживающий развитие грибов) антибиотик группы анисомицина. Ряд грибных организмов, встречающихся на семенах и в почве (виды из родов Fusarium, Alternaria, Penicillium), может угнетать развитие многих видов растений, особенно в холодную погоду. Азотобактер, продуцируя противогрибные антибиотические вещества, помогает растениям расти и развиваться, что имеет особенно большое значение в ранние фазы развития.

К сожалению, способность азотобактера активно размножаться в почве и проявлять свои многогранные качества весьма ограничена из-за дефицита легкодоступных органических веществ в почве и высокой требовательности микроорганизма к окружающим условиям. Поэтому стимулирующий эффект азотобактера проявляется лишь на плодородных почвах.

Распространение азотобактера в почвах Советского Союза имеет определенные закономерности. В целинных подзолах и дерново-подзолистых почвах, характеризующихся кислой реакцией, условия для развития азотобактера неблагоприятны. Только окультуривание таких почв создает возможности для его развития. В почвах с повышенным увлажнением и преобладанием луговой растительности (почвы пойм) азотобактер обычно встречается в течение всего вегетационного периода в больших количествах. В торфяниках азотобактер или отсутствует, или развивается очень слабо. В зоне достаточно увлажненных северных мощных черноземов азотобактер развивается хорошо, а в зоне обычных и южных черноземов при отсутствии орошения, а также в целинных и неполивных окультуренных каштановых почвах только как весенний эфемер. Максимальное развитие азотобактера в весенний период наблюдается и в целинных и в богарных почвах сероземной зоны. В солонцах и солончаках распространены преимущественно солестойкие расы азотобактера. В основном в почвах нашей страны доминирует Az. chroococcum.

БЕЙЕРИНКИЯ (BEIJERINCKIA)

Впервые аэробные бактерии рода Beijerinckia были выделены из кислых почв рисовых полей в Индии (в 1939 г.). Г. Д е р к с (1950), обнаружив эту бактерию в почве Ботанического сада в Богоре (Ява), предложил назвать ее именем М. Бейеринка — одного из первых исследователей фиксаторов азота.

Клетки бактерий рода Beijerinckia имеют круглую, овальную или палочковидную формы; палочки иногда искривлены. Размеры молодых клеток 0,5—2,0 × 1,0—4,5 *мкм.* Встречаются подвижные и неподвижные формы. Цист и спор не образуют. Культуры характеризуются медленным ростом. Типичные колонии формируются обычно через 3 недели при 30 °С. Большинство культур Beijerinckia образует на безазотном агаре с глюкозой выпуклые, нередко складчатые, блестящие слизистые колонии очень вязкой консистенции (рис. 177). При старении культуры, как правило, образуют темноокрашенный пигмент.

На 1 *г* использованного энергетического материала организмы рода Beijerinckia фиксируют 16—20 *мг* молекулярного азота. Спектр углеродсодержащих соединений, доступных бейеринкии, значительно уже, чем у азотобактера. Хорошо используются моно- и дисахариды, хуже — крахмал, органические кислоты, ароматические вещества не усваиваются. Минеральный азот и многие аминокислоты бактерии рода Beijerinckia предпочитают молекулярному азоту.

Основные отличия бейеринкии от азотобактера — высокая кислотоустойчивость (могут расти даже при pH 3,0), кальцефобность (ничтожные дозы кальция подавляют рост), устойчивость к высоким концентрациям железа, алюминия.

Бактерии рода Beijerinckia широко распространены в почвах южной и тропической зоны, реже встречаются в зоне умеренного климата. Beijerinckia часто встречается на поверхности листьев тропических растений в Индонезии.

Раньше полагали, что бактерии рода Beijerinckia могут существовать только в кислых почвах. Сейчас установлено, что они неплохо развиваются и в нейтральных и щелочных почвах. Тем не менее следует полагать, что Beijerinckia играют значительную роль в азотном балансе главным образом кислых почв (латеритах, красноземах), не имея существенного агрономического значения для нейтральных почв.

КЛОСТРИДИУМ (CLOSTRIDIUM)

Первый анаэробный микроорганизм, усваивающий молекулярный азот, был выделен и описан С. Н. В и н о г р а д с к и м в 1893 г. Он оказался спорообразующей бактерией, которой было дано наименование Clostridium pasteurianum (родовое название происходит от латинского слова clostrum — веретено; видовое — pasteurianum — дано в честь Луи Пастера).

Клетки Cl. pasteurianum крупные, их длина 2,5—7,5 *мкм*, ширина 0,7—1,3 *мкм.* Располагаются они поодиночке, парами или образуют короткие цепочки. Молодые клетки подвижны, имеют перитрихиально расположенные жгутики, плазма их гомогенна. При старении клетки плазма становится гранулированной, в ней накапливается гранулеза (вещество типа крахмала). В центре клетки или ближе к ее концу формируется спора, которая в поперечнике значительно шире, чем вегетативная клетка, и поэтому клетка в этот период приобретает форму веретена. Размер спор 1,3 × 1,6 *мкм.* На рисунке 178 изображены клетки Cl. pasteurianum со спорами. Морфология спор и поведение ядерного вещества в процессе спорообразования у клостридиев детально описаны на стр. 228 В. И. Д у д о й.

Азотфиксирующая функция выявлена у многих представителей рода Clostridium: Cl. pasteurianum, Cl. butyricum, Cl. butylicum, Cl. beijerinckia, Cl. pectinovorum, Cl. acetobutylicum и других видов. Наиболее энергичный

азотонакопитель — Cl. pasteurianum — фиксирует 5—10 *мг* азота на 1 *г* потребленного источника углерода.

Наряду с молекулярным азотом бактерии рода Clostridium хорошо усваивают минеральные и органические азотсодержащие соединения. В качестве источника углеродного питания бактерии рода Clostridium используют различные соединения, которые обычно одновременно служат для них и источником энергии. К фосфору, калию и кальцию они значительно менее чувствительны, чем азотобактер. Однако удобрение почв фосфорно-калийными солями, известкование почв или компостов всегда приводит к возрастанию численности.

Клостридии относительно устойчивы к кислой и щелочной реакции среды. Область pH, при которой их развитие протекает нормально, довольно широка; минимальное значение pH ниже 4,5, максимальное — выше 8,5.

Влияние воздушно-водного режима на развитие бактерий рода Clostridium изучено достаточно полно. Будучи анаэробными, они хорошо переносят высокое насыщение почвы влагой. Однако оптимальная степень увлажнения для них определяется типом почвы и обеспеченностью органическим веществом. Лучше всего клостридий развивается при влажности почвы, равной 60—80% от полной влагоемкости.

Больше всего бактерий рода Clostridium в верхних слоях почвы, которые богаты органическими веществами.

Бактерии рода Clostridium по-разному относятся к температуре, встречаются как мезофильные, так и термофильные бактерии. Молекулярный азот фиксируют лишь мезофилы. У мезофильных форм оптимальная температура развития чаще всего находится в диапазоне 25—30 °C. Предел максимальных температур 37—45 °C.

Споры клостридиев весьма устойчивы к высоким температурам. Они выдерживают нагревание при 75 °C в течение 5 *ч* и в течение 1 *ч* нагревание при 80 °C. Споры термофильных клостридиев погибают при кипячении через 30 *мин*. Более высокая температура (110 °C) быстро убивает их.

Со многими микроорганизмами в почве Clostridium находится в метабиотических отношениях, при которых предполагается обмен продуктами метаболизма. Так, азотобактер улучшает условия жизни клостридия, поглощая кислород, а клостридий вырабатывает из органических соединений, недоступных азотобактеру, органические кислоты, которые может ассимилировать азотобактер.

Было бы трудно ответить на вопрос: в каких почвах нет Clostridium? «Всеядность» Clostridium, малая взыскательность к условиям внешней среды, а также способность в неблагоприятных условиях переходить в состояние спор объясняют их широкое, практически повсеместное распространение.

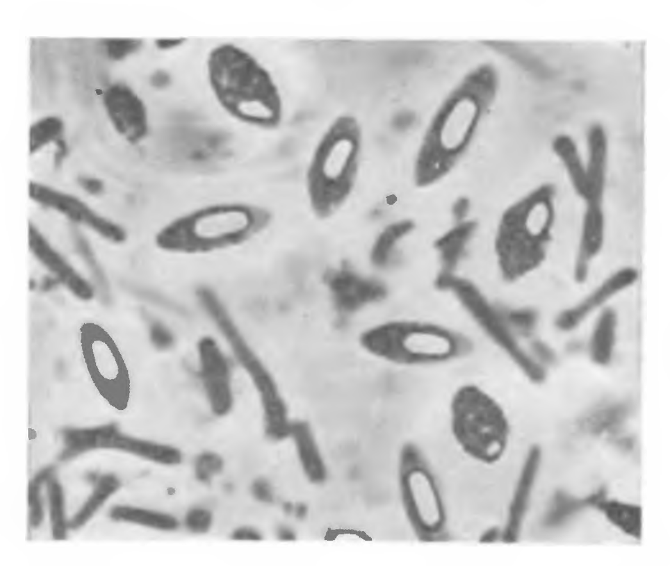


Рис. 178. Клетки Clostridium pasteurianum со спорами. Увел. ×3500 (по В. И. Дуде).

Накопления азота в почвах за счет деятельности Clostridium, однако,невелики и не превышают, как правило, нескольких килограммов на один гектар почвы.

ДРУГИЕ РОДЫ АЗОТФИКСИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ

До недавнего времени считалось, что монополия азотфиксации принадлежит только представителям родов Azotobacter, Clostridium и Rhizobium.

Правда, еще до выделения М. Бейеринком (1901) азотобактера и почти одновременно с С. Н. Виноградским (1895) клостридия французский исследователь Бертло (1885—1892) описал большое количество разнообразных почвенных микроорганизмов, обладающих азотфиксирующей функцией. Некоторые из них повышали содержание азота в среде на 80% (от исходного). Однако отсутствие в ряде случаев идентификации выделенных культур и несовершенство используемых Бертло методик не давали права согласиться с утверждениями о значительной широте распространения азотфиксирующей функции среди почвенных микроорганизмов.

За последнее время использование высокочувствительного изотопного метода и других точных приемов исследований позволило установить способность многих почвенных микро-

организмов связывать атмосферный азот. Список азотоусвоителей пополнился новыми видами бактерий: Azotomonas insolita, Azotomonas fluorescens, Pseudomonas azotogensis. Установлена азотфиксирующая способность у ряда известных бактерий, таких, как актиномицеты (Actinomycetes), фотосинтезирующие бактерии (Rhodospirillum rubrum), представители эубактерий (семейств Thiorhodaceae, Athiorhodaceae, а также родов: Pseudomonas, Bacterium, Bacillus). Наконец, выявлено, что некоторые виды микроорганизмов, не фиксирующие азот в обычных условиях культивирования, могут стать энергичными азотфиксаторами в ассоциациях с другими видами микроорганизмов.

Сейчас известно свыше 80 видов и разновидностей бактерий, несколько видов актиномицетов, дрожжей, дрожжеподобных организмов и плесневых грибов, способных фиксировать азот. Они населяют почву, дно морей и пресных водоемов.

Остановимся на характеристике лишь основных представителей бактерий.

Способность фиксировать азот присуща ряду представителей семейства Pseudomonadaceae. Они довольно широко распространены в природе. К наиболее интересным представителям этого семейства относится несколько видов: Azotomonas insolita, фиксирующий до 12 *мг* азота на 1 *г* использованного сахара и встречающийся нередко не только в почве, но и как эпифит на растениях; Azotomonas fluorescens, выделенный впервые из компостов Н. А. Красильниковым (1945), продуктивность азотфиксации которого не меньше, чем у первого вида; Pseudomonas azotocolligans, населяющий кислые и щелочные почвы Америки; Pseudomonas azotogensis, широко распространенный в почвах Канады и легко выделяющийся из парниковых почв, и, наконец, Pseudomonas methanitrificens, который встречается в почвах, имеющих выход источников природных газов. Последняя бактерия особенно интересна тем, что она использует метан и другие газообразные углеводороды в качестве единственного источника углерода, за счет энергии разложения которых она усваивает азот атмосферы.

Представители семейства Spirillaceae, фиксирующие молекулярный азот, распространены преимущественно в рыбоводных прудах, озерах, морской воде, морских отложениях. Возможно, они играют немаловажную роль в фиксации азота в водоемах.

Не только азотобактеру, как члену семейства Azotobacteriaceae, свойственна азотфиксирующая функция. В почвах Индии встречаются еще два представителя этого семейства — Derxia gummosa и Derxia indica — активные, хотя и медленнодействующие, азотфиксаторы. В азотном балансе почв они, как и бактерии Agrobacterium radiobacter из семейства Rhizobiaceae, по-видимому, не играют сколько-нибудь значительной роли. Молекулярному азоту они предпочитают связанные источники азота, такие, как мочевина, пептон, аминокислоты и минеральные соединения.

Среди спорообразующих грамположительных бактерий семейства Bacillaceae азотфиксирующая способность выявлена у факультативных анаэробов Bacillus polymyxa, аэробов Bacillus megaterium и Thermobacillus azotofigens. Последняя бактерия, выделенная из удобренной навозом дерново-карбонатной почвы Эстонской ССР, оказалась термофильной с оптимумом роста 45—50 °С и максимумом 60—65 °С. При температурах ниже 20 °С она не развивается.

Распространение функции азотфиксации в ряде семейств фотосинтезирующих бактерий (семейства Thiorhodaceae, Athiorhodaceae, Chlorobacteriaceae, Hyphomicrobiaceae) не случайно, так как, по-видимому, они являются представителями одной из древнейших групп азотфиксаторов на Земле.

Небольшие количества молекулярного азота способны усваивать почвенные микобактерии. Усвоенный микобактериями азот в сочетании с азотом, ассимилированным другими олигонитрофильными микроорганизмами, сине-зелеными водорослями, лишайниками и мхами, настолько обогащает примитивную почву азотом, что ее могут заселять высшие растения.

МЕХАНИЗМ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ФИКСАЦИИ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА

Как известно, атомы в молекуле азота (N_2) соединены тремя ковалентными связями, энергия диссоциации которых равна $9{,}4 \cdot 10^5$ *дж/моль*. Наибольшей энергией — $5{,}3 \cdot 10^5$ *дж/моль* — обладает первая связь, вторая — $2{,}5 \cdot 10^5$ *дж/моль*, третья — $1{,}6 \cdot 10^5$ *дж/моль*. Эти связи очень прочны, и молекулы азота поэтому химически инертны. Именно инертность азота обусловливает необходимость его активации, так же как и повышения химической активности вступающего с ним в реакцию соединения или элемента.

Синтез аммиака из атмосферного азота химическим путем, осуществляемый методом Габера — Боша, происходит при температуре 400—500 °С и высоком давлении (200—1000 *атм*). Клетки микроорганизмов проводят процесс азотфиксации в обычных условиях.

Каким образом фиксируют азот микроорганизмы, если и здесь сохраняется в силе требование больших энергетических затрат для активации молекулы азота? Может быть, их

энергетический обмен дает такую возможность? В самом деле, у азотфиксаторов, как указывает В. Л. Кретович (1964), интенсивность энергии обмена, в частности степень потребления кислорода, значительно выше, чем у бактерий, неспособных фиксировать азот. И ферменты у них более активные. Однако, каким путем эта энергия используется в процессе азотфиксации, до сих пор еще точно не установлено.

В современных гипотетических схемах механизма азотфиксации несомненное предпочтение отдается восстановительному характеру превращений молекулярного азота, о чем в 20-е годы этого столетия утверждали наши замечательные соотечественники С. П. Костычев и С. Н. Виноградский, выдвигая «аммиачную теорию» фиксации атмосферного азота. У всех свободноживущих азотфиксирующих микроорганизмов, а также и при симбиотической азотфиксации аммиак (NH_3) обнаружен в качестве первого стабильного продукта этого процесса.

Наиболее вероятно, что разрыв связей в молекуле азота происходит не сразу, а последовательно, в результате действия ферментных систем.

В. Е. Шилов и Г. И. Лихтенштейн (1971) предложили интересный механизм активации азота ферментом нитрогеназой (рис. 179). Молекулярный азот через щель размером 4—5 Å (это соответствует длине молекулы азота) поступает внутрь фермента и здесь активируется. В его активации большая роль принадлежит молибдено- и железосодержащим центрам, по цепям атомов которых происходит эстафетная передача активирующих азот электронов от восстановителя. Реакции активации способствует близость группировок серы.

В результате активации и хемосорбции азота нитрогеназой высвобождается энергия и происходит разрыв двух связей в молекуле азота. На это расходуется $7{,}8 \cdot 10^5$ *дж/моль*. Третья связь разрывается при внедрении в молекулу активированного азота водорода, активирован-

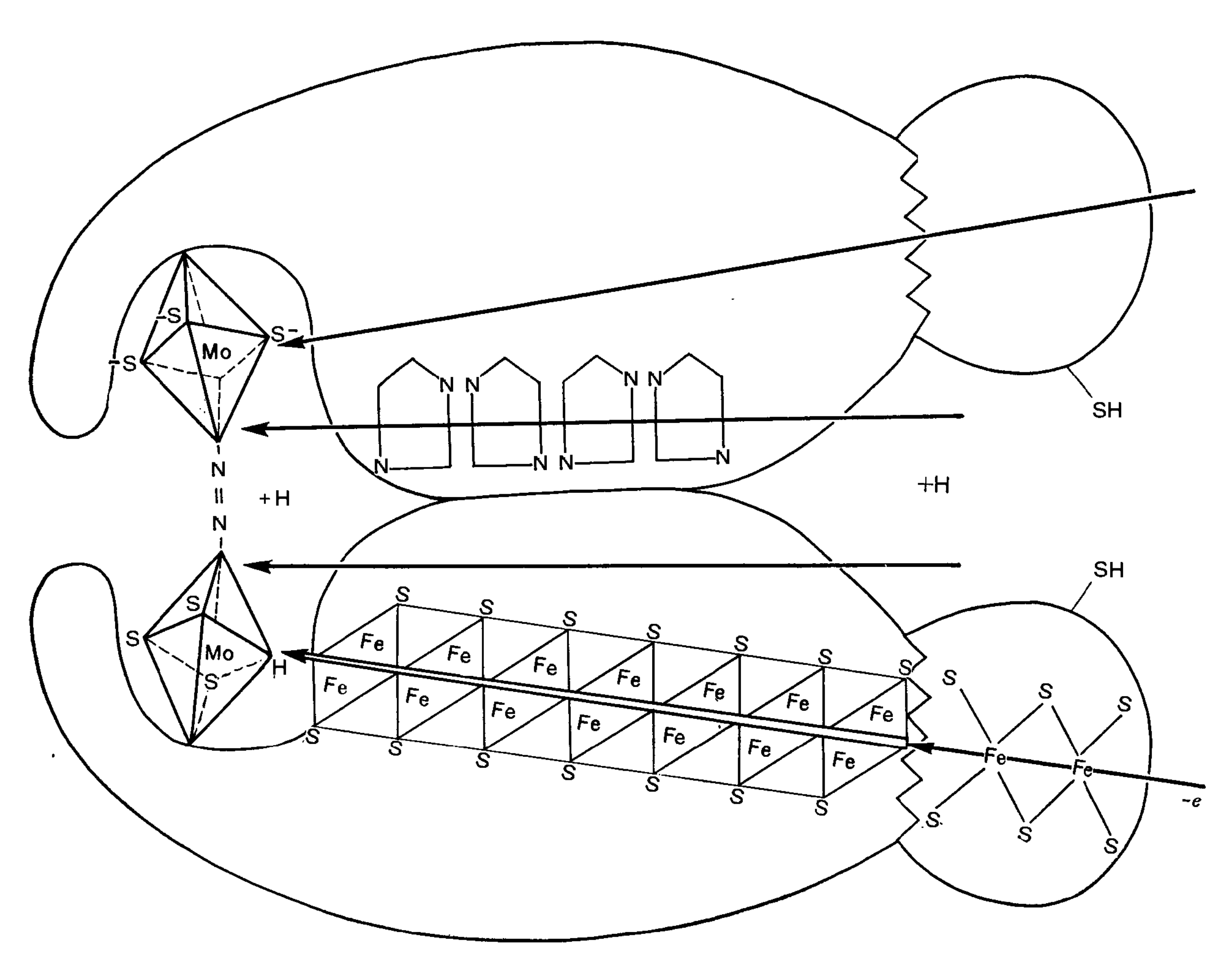


Рис. 179. Схема действия нитрогеназы.

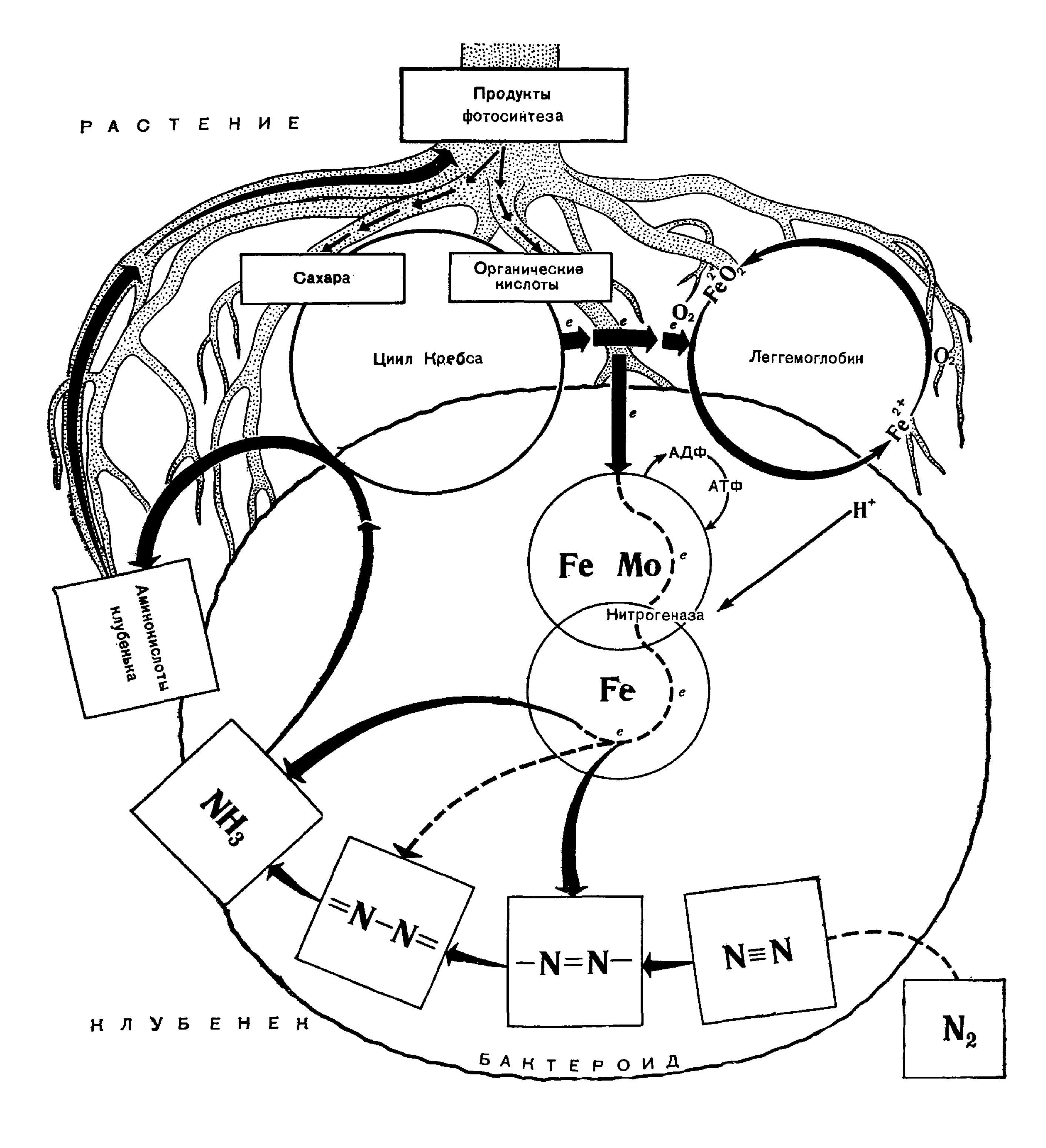


Рис. 180. Схема симбиотической азотфиксации.

ного, в свою очередь, ферментами дегидрогеназной и гидрогеназной систем. Получающийся аммиак или другие восстановленные продукты азота реагируют с кетокислотами, образуя аминокислоты.

В симбиотических азотфиксирующих системах фиксация азота осуществляется в результате сложного взаимодействия микроорганизма и высшего растения. Несомненно, механизм процесса азотфиксации в клубеньках имеет своеобразные особенности, обусловленные совместным функционированием двух совершенно различных по своим свойствам партнеров, присутствием леггемоглобина, принимающего участие в процессе фиксации, и наличием бактероидов.

Процесс фиксации в симбиотической системе иллюстрируется схемой (рис. 180), где видно, что растение и бактерии функционируют в единстве и что электрон-транспортной цепью между ними является леггемоглобин.

Высшее растение по схеме является источником углеродсодержащих соединений. Их трансформация обеспечивает получение энергетического материала для процессов активации и восстановления N_2. Активированный азот — конечный акцептор электронов. Продукты неполного окисления углеродсодержащих соединений служат акцепторами NH_3 и в клубеньках образуют аминокислоты, которые становятся доступными высшему растению. Растения выполняют роль накопителя углеродсодержащих соединений (продуктов фотосинтеза) и поставщика энергии. Клубеньковые бактерии в стадии бактероидов проявляют способность с помощью нитрогеназы переносить активированный водород к азоту. Путь от N_2 до NH_3 рассматривается как восстановительный процесс.

В последнее время получены доказательства локализации процесса азотфиксации в бактероидах с помощью измерения азотфиксирующей активности у фракции бактероидов, которую отделяли центрифугированием от других фракций клубенька.

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ УДОБРЕНИЯ

От наличия клубеньковых бактерий в почве зависит исход естественного заражения бобовых растений. При отсутствии в почве соответствующих видов клубеньковых бактерий бобовые растения развиваются без клубеньков и не выполняют функции азотонакопителей, становясь потребителями почвенного азота.

Такие случаи в природе довольно редки. Как правило, они более характерны тем видам растений, которые не заражаются перекрестно клубеньковыми бактериями других видов (соя, фасоль, люпин). Однако при введении в сельскохозяйственную практику новых для данного района видов бобовых культур подобное явление может наблюдаться сравнительно часто.

Обычно в почве присутствуют местные, или, как их иногда называют, «спонтанные», «аборигенные», расы клубеньковых бактерий, заражающих растения. Эффективность естественной инокуляции местными клубеньковыми бактериями может быть и высокой, и очень низкой. Во всяком случае, основную роль здесь играет фактор случайности.

В связи с этим в практику сельского хозяйства прочно вошел прием инокуляции — предпосевная обработка семян бобовых растений препаратом клубеньковых бактерий соответствующего вида. В разных странах технический препарат для инокуляции бобовых растений получил разные наименования. В СССР, ГДР, ФРГ и Польше он назван н и т р а г и н о м. Отсюда прием инокуляции соответствующих культур в этих странах называется нитрагинизацией. Нитрагин повышает урожай бобовых растений на 10—15%, а в новых районах возделывания — на 50% и более.

Если исходить из средней прибавки урожая 15%, то можно рассчитать, какое количество молекулярного азота связывается биологическим путем в процессе симбиотической азотфиксации. Л. М. Д о р о с и н с к и й, считая, что 304 000 *т* азота фиксируется симбиотическими системами дополнительно за счет азота атмосферы, оценивает возможности симбиотической фиксации азота цифрой 2 335 000 *т*, что равноценно внесению 11 000 000 *т* сернокислого аммония. К тому же следует учесть, что в почве остается 484 500 *т* азота,— это эквивалентно 2250 000 *т* сернокислого аммония.

Нитрагин способствует активному накоплению азота воздуха бобовыми растениями, улучшает качество урожая этих культур, увеличивая в них содержание белка, аминокислот, витаминов группы B. Нитрагин снижает возможность заражения растений грибными и бактериальными заболеваниями, увеличивает накопление азота в почве.

Технические препараты нитрагина выпускаются в различном виде. По физическому составу они могут быть сыпучими (почвенные, торфяные), жидкими (бульонные), плотными (агаровые). Эти различия определяются природой используемого инертного наполнителя или так называемого вещества-носителя. В качестве наполнителей используются агар, желатин, древесный уголь, глина, перегной, песок, каолин, бентонит, торф, сенная мука, компост из бобовых растений, мелко нарезанная солома.

Инокулянты могут быть влажными и сухими. Сухие препараты, как правило, получают путем лиофилизации (высушиванием из замороженного состояния).

Трудности хранения, транспортировки и применения агаровых и бульонных препаратов нитрагина, а также небольшой срок их годности являются серьезными причинами, способствующими вытеснению этого препарата из производства. Сыпучие порошковидные препараты нитрагина обладают несомненными преимуществами по сравнению с агаровыми и бульонными. Технология их изготовления проще и экономичнее. Торфяные культуры дольше хранятся и легче транспортируются. Они защищают клетки клубеньковых бактерий от непосредственного контакта с удобрениями и сохраняют их в жизнеспособном состоянии на семенах, особенно при гранулировании семян с известью.

В последние годы наибольшее распространение получили торфяные препараты. Наличие в торфе большого количества питательных веществ, высокая адсорбционная способность торфа и ряд других физических свойств обусловливают его ценность не только как наполнителя, но и как среды для размножения клубеньковых бактерий.

Торфяные препараты широко применяются в США, Австралии, Новой Зеландии, Канаде, Индии и ряде стран Европы. Они особенно широко используются в виде дустов.

Почвенные препараты нитрагина изготовляются и применяются весьма широко в европейских странах. В Советском Союзе производство почвенного нитрагина также осуществляется, но в меньших масштабах, чем производство сухого (лиофилизированного) нитрагина. Сухой нитрагин представляет собой порошок каолина (или бентонита), в 1 *г* которого содержится для обработки мелкосеменных культур (клевер, люцерна) от 3 до 6 млрд. клеток бактерий, а для крупносеменных (горох, люпин) — 1,5—3,0 млрд. клеток.

На выживаемость клеток клубеньковых бактерий при высушивании и последующем их хранении влияют состав и дозы используемых при выращивании бактерий сред или отдельных веществ. Некоторые из таких сред получили название «защитных», поскольку они выполняют функцию сохранения клеток клубеньковых бактерий в анабиотическом состоянии. Состав защитных (протективных) сред весьма разнообразен (обезжиренное молоко, кровяная сыворотка, сухая кровь, сахарозо-желатиновая среда).

Для изготовления нитрагина требуются высокоактивные, вирулентные и конкурентоспособные штаммы клубеньковых бактерий.

Применять нитрагин следует только для соответствующего вида растения или перекрестно заражаемого. Например, семена гороха можно обработать препаратом, приготовленным для обработки вики, чечевицы, чины, кормовых бобов; семена люцерны — нитрагином, предназначенным для обработки донника, и наоборот. Однако нельзя обрабатывать семена гороха нитрагином, предназначенным для донника или люцерны, так как горох и люцерна входят в разные перекрестнозаражающиеся группы.

В последние годы делаются попытки разработки новых методов инокуляции бобовых культур. Предполагается заменить процесс нитрагинизации семян обработкой клубеньковыми бактериями цветковых завязей растений на семенных посевах бобовых культур. В этом случае гарантируется получение уже заранее инокулированного семенного материала.

Заслуживает внимания разработка методов предварительной инокуляции семян бобовых культур и использование «мультипрепарата», готовящегося на двух или нескольких культурах клубеньковых бактерий.

Азотобактерин — препарат азотобактера, предназначенный для обработки разных видов сельскохозяйственных растений. В 1 *г* такого удобрения должно содержаться не менее 40 млн. клеток азотобактера. Его применение было начато в Советском Союзе в 30-е годы по рекомендации С. П. Костычева.

В большинстве случаев на дерново-подзолистых почвах и черноземах азотобактерин повышает урожай растений на 6—10%. На унавоженных почвах положительный эффект азотобактерина возрастает.

Действие азотобактерина на растение многогранно: вероятно, он не столько улучшает азотное питание, сколько усиливает витаминный обмен, продуцируя биологически активные вещества, и способствует развитию растений, подавляя грибную флору зоны корня вырабатываемыми им фунгистатическими веществами.

ФИТОПАТОГЕННЫЕ БАКТЕРИИ

Болезни растений были известны древним народам, сведения о них имеются в старинных летописях.

Фитопатология как наука возникла в 30-х годах прошлого столетия в связи с развитием физиологии растений. Впервые Де Кандоллем были даны понятия болезненного состояния растений и формулировки заболеваний. Одновременно возникло понятие о паразитизме. Благодаря исследованиям Луи Пастера, его классическим экспериментам стало возможно на основе этиологии классифицировать болезни растений.

Первые указания о патологических изменениях в тканях растений были сделаны М. С. Ворониным в 1867 г. по поводу образования клубеньков на корнях люпина. Это явление, хотя и симбиотическое, дало возможность обратить внимание на паразитический характер жизни бактерий в растениях. Толчком для развития учения о бактериозах растений послужили работы Беррилля (1882—1883), которому удалось неопровержимо доказать бактериальный характер возникновения болезни на примере так называемого «ожога» плодовых культур. Тщательные и всесторонние исследования американского ученого Э. Смита, ученика и последователя Беррилля, заложили основы учения о растительной бактериологии с выделением ее в отдельную дисциплину — бактериальные болезни — бактериозы растений. Среди возбудителей бактериозов встречаются представители псевдомонад, спорообразующих и неспороносных бактерий, микобактерий и других микроорганизмов.

Большое влияние на развитие науки о бактериозах в нашей стране оказали работы А. А. Ячевского.

В настоящее время известно свыше 300 видов бактерий, которые вызывают заболевания различных растений.

Для изучения и выяснения механизма взаимодействия растения и паразитирующих в нем бактерий используют новейшие методы исследования: биохимические, физиологические, микробиологические, генетические, а также метод культуры изолированных тканей растений. Особенно плодотворно применение этого метода в исследованиях, посвященных роли бактерий в возникновении растительных опухолей. При изучении опухолей корневого рака, вызываемого Ps. tumefaciens, получен автономный рост тканей метастазных (вторичных) опухолей без участия бактерий. Была установлена аналогия между животными и растительными опухолями. Метод культуры тканей также был использован рядом авторов для изучения биологии паразитов (как облигатных, так и факультативных), развивающихся в изолированных растущих тканях растения-хозяина.

Важное практическое значение имеет специфичность фитопатогенных бактерий, их распространенность и вредоносность. Среди возбудителей бактериозов различают высокоспециализированных паразитов-монофагов, поражающих один вид растения или растения одного семейства, и полифагов — бактерий, поражающих многие виды, роды растений из различных семейств. Распространение фитопатогенных бактерий впервые было обобщено

в 1935 г. А. А. Ячевским. По его мнению, фитопатогенные бактерии — космополиты; но среди них имеются виды, специфичные для определенных географических зон, — эндемики, к которым относятся тропические американские, европейские и азиатские виды. Около 25% от всех видов бактериозов, описанных в разных странах мира, встречаются в СССР. Распространены они или повсеместно, или имеют ограниченный ареал.

Бактериальные болезни растений наносят огромный экономический ущерб, поражая ценные породы плодовых, эфирномасличных, технических и овощных растений. Есть бактериозы, которые поражают растения на огромных площадях, например «ожог» семячковых и плодовых культур, бактериальное увядание кукурузы. Черный бактериоз пшеницы вызывает потерю урожая на 15—60%, а гоммоз хлопчатника при сильном поражении снижает урожай до 60%. От бактериального рака томатов при раннем заражении может погибнуть 70—96% урожая плодов. Фитопатогенные бактерии наносят большой вред ценным лесным породам (дуб, бук, сосна и др.). Своевременное обнаружение и изучение бактериозов предупреждает распространение и вредоносность заболевания.

В последние годы получены интересные данные о метаболитах фитопатогенных бактерий. Установлено, что физиологически активные вещества синтезируются опухолеобраэующими и фитопатогенными бактериями, например Ps. tumefaciens, Ps. beticola, Ps. fasciens. Продуцируемые ими метаболиты являются гиббереллиноподобными и ауксиноподобными веществами. Биологическое испытание их на растениях (виноград) показало, что эти соединения оказывают стимулирующее действие на рост и развитие растений.

Ниже приведены названия и краткое описание основных возбудителей болезней наиболее ценных культурных растений.

ФИТОПАТОГЕННЫЕ ПСЕВДОМОНАДЫ

Ps. translucens — возбудитель черного бактериоза (чернопленчатости пшеницы). Источником инфекции являются в основном зараженные семена; болезнь может передаваться в полевых условиях от больного колоса к здоровому насекомыми и с каплями дождя. Жизнеспособность бактерий сохраняется в стерильной почве долго (124 дня), а в нестерильной они быстро погибают.

Черный бактериоз пшеницы распространен в европейских странах, в Канаде, США, Мексике, Австралии и др. В СССР это заболевание распространено в европейской части.

Развитию заболевания способствуют высокая температура (20—30 °С) и относительная влажность (50%). Болезнь поражает все надземные части растения, образуя черный пигмент в виде пятен, штрихов и полосок. Вредоносность — 15—90%. Пораженные зерна щуплые.

Установлено пять специфических форм этого возбудителя, которые поражают ячмень, рожь, овес.

Ps. atrofaciens. Возбудитель базального бактериоза пшеницы (табл. 45, *1*, *2*). Этот возбудитель, кроме пшеницы, поражает ячмень и рожь. Болезнь распространяется с помощью семян. Пораженные семена недоразвитые, обугленные, зародыш погибает. Возбудитель вызывает гнилостные процессы у растений. Бактериоз проявляется на зернах, чешуях колосков и листьях. Развитие болезни происходит при пониженной и повышенной влажности весной и летом. При эпифитотической форме проявления (на поверхности растения) бактериоза поражается до 10—80% колосьев. Базальный бактериоз распространен в США, Канаде, Австралии, Африке. В СССР встречается в южных и юго-восточных районах.

Ps. tritici. Возбудитель желтого слизистого бактериоза пшеницы (таннан, танду) (табл. 45, *3*). Болезнь вызывает складчатость, скручивание и ослизнение листьев, скручивание и перегибание стеблей. Колосья уплотняются, образуют бесформенную массу с обильной желтоватой камедовидной жидкостью, которая высыхает, образуя твердую ломкую корочку. Эта корочка состоит из скопления бактерий. Больные растения отстают в росте. Болезнь распространяется очагами, заражению способствуют и нематоды (на пшенице), при совместном с нематодами заражении образуются галлы. Есть предположение о симбиотической зависимости этих двух организмов.

Ps. coronofaciens. Возбудитель бурого (красного) бактериоза овса (табл. 46, *1*). Возбудитель относится к узкоспециализированной группе фитопатогенных бактерий и поражает только овес. При этом поражаются всходы и взрослые растения; на листьях образуются крупные, угловатые, сливающиеся пятна красно-бурого цвета. Главным источником заражения служат остатки больных растений. Бактерии распространяются насекомыми и с каплями дождя.

Ps. holci. Возбудитель бактериозов злаков (табл. 46, *2*). На агаре клетки бактерий флюоресцируют. Возбудитель относится к полифагам. Болезнь проявляется в виде разного рода пятен на листьях сорго, суданской травы, на просе, пшенице, кукурузе. Поражаются всходы злаков, если бактерии попали на семена.

Ps. panici. Возбудитель полосатого бактериоза проса. Вызывает на листьях проса широкие маслянистые просвечивающие полоски с каплями эксудата в виде тонких белых чешуек. При сильном поражении растения отстают в росте, стебли чернеют и погибают. Болезнь распространяется в теплую и дождливую погоду. Обнаружена впервые в США.

Ps. malvacearum. Возбудитель гоммоза хлопчатника (табл. 47, *1*).

Бактерии относятся к узкоспециализированной группе паразитов. Поражают только хлопчатник. Вызывают образование темно-зеленых, круглых или угловатых маслянистых пятен на листьях и стеблях, а на коробочках — сначала темно-зеленую, затем черную пятнистость и гниль — гоммоз коробочек. Особенно опасно заболевание стеблей. Стебель при этом заболевает и подламывается. Гоммоз хлопчатника обладает чрезвычайной вредоносностью — кроме потери урожая, сильно снижается качество сырья для текстильной промышленности. Главным источником инфекции являются зараженные семена и остатки больных растений.

Болезнь распространена в странах, где возделывается хлопчатник.

Ps. beticola. Возбудитель туберкулеза свеклы (рис. 181). Эти бактерии являются раневым паразитом. Поражают сахарную, столовую и кормовую свеклу. Вызывают наросты на корнеплодах и стеблях растений. Туберкулезные наросты резко отличаются от наростов корневого рака, поверхность их шероховатая, губчатая, ткань более рыхлая и внутри имеет ячейки — каверны, наполненные серовато-желтой слизью, состоящей из бактерий.

Первичное заражение происходит от семян и почвы с остатками зараженных растений. В свекловодческих хозяйствах туберкулез свеклы может причинить большой ущерб, поражая семенники. Больная туберкулезом свекла значительно теряет сахаристость, а больные корнеплоды быстро могут разлагаться под влиянием вторичного заражения.

Болезнь обнаружена в США, СССР (в районах свеклосеяния).

Ps. tumefaciens. Возбудитель рака корня свеклы (зобоватость). Бактерии образуют наросты главным образом на корневой шейке. Наросты большие, иногда превышающие по величине и по весу сам корень, являются следствием местной гиперплазии (усиленного деления клеток), вызванной веществами, выделяемыми бактериями. Реже встречаются наросты и на листьях. При массовых посевах сахарной свеклы находят лишь единичные пораженные раком экземпляры.

Ps. tabaci. Возбудитель бактериальной рябухи табака и махорки (табл. 47, *2*). Вызывает образование маслянистых мокнущих светло-коричневых некротических пятен на листьях растений всех возрастов.



Рис. 181. Внешний вид опухоли на корнеплодах свеклы.

Поражает также листики и семенные коробочки. Пятна по мере развития болезни увеличиваются (до 3—4 *см*), а затем сливаются и вызывают отмирание органов. Потери урожая составляют 40—50%.

Болезнь распространяется семенами. Бактерии проникают через устьица, водяные поры и повреждения. Болезнь распространена во всех районах табаководства.

Ps. angulata. Возбудитель угловой пятнистости табака.

Бактерии на листьях табака и махорки образуют некротические угловатые пятна с желтовато-зеленой каймой. Ткань в центральной части пятен отмирает и выпадает. Пятна особенно густо и плотно расположены в верхней части листа.

Болезнь передается семенами, а также зараженной табачной пылью. Заболевание в единичных случаях обнаружено в СССР.

Ps. necrosis. Возбудитель черного некроза тау-сагыза и кок-сагыза.

Бактерии поражают листья и цветоносы растений. На листьях по всей поверхности образуются черные или темно-бурые пятна. На цветоносах буреет верхняя часть. На листьях кок-сагыза пятна коричневые с маслянистыми краями. Источником инфекции служат семена, больные листья.

Болезнь широко распространена в районах с теплой и влажной погодой.

Ps. gorlenkovianum. Возбудитель бактериального рака чайных кустов. Опухоли образуются на надземных частях растений, под корой и кожицей. Рак чайных кустов похож на корневой рак, вызываемый Ps. tumefaciens, однако имеется различие: на чайных кустах наблюдается усиленное деление клеток, но отсутствует их разрастание; бактерии легко выделяются из опухолей. Вследствие поражения раком запаздывает вегетация чайных кустов, быстро отмирают их ветки.

Инфекция распространяется от больного растения к здоровым посредством дождевых капель. Бактерии поражают только чайный куст и камелии.

Болезнь встречается во многих хозяйствах Западной Грузии.

Ps. papavericola. Возбудитель бактериоза мака. Возбудитель проникает в растения через устьица, на листьях и коробочках мака образуются мелкие маслянистые пятна, затем они увеличиваются и покрывают всю поверхность, листья засыхают.

Болезнь распространена в США, Канаде, Болгарии и в СССР. Изучена мало.

Ps. mellea. Возбудитель висконсинской бактериальной пятнистости табака.

Бактерии образуют на листьях табака круглые темные, коричневатые некротические пятнышки, окаймленные желтовато-зеленым ореолом.

Болезнь обнаружена в табаководческих районах.

Ps. phaseoli. Возбудитель бурого бактериоза фасоли, сои и бобов (табл. *48*, *1*, *2*, *3*).

Бактерии вызывают пятнистость, линейность, мелкую, угловатую коричневого цвета с выделением эксудата. Поражают листья, стебли, бобы и семена.

Вредоносность при сильном заражении доходит до 20—40%. Кроме того, эти бактерии являются переносчиками вирусной мозаики фасоли, легко адсорбируя частицы этого вируса.

Ps. phaseolicola. Возбудитель вызывает те же симптомы заболевания, что и предыдущий — Ps. phaseoli.

Бактерии поражают почти все ткани фасоли, особенно паренхиму и сосудистую систему, образуя красно-коричневые угловатые пятна, полоски на листьях, стеблях и бобах. При заражении бобов поражаются и семена.

Заболевание распространено в США, Канаде, Франции, ГДР, ФРГ, Швейцарии, Болгарии, в СССР — в прибалтийских республиках и северо-западных районах.

Ps. glycinea. Возбудитель бактериоза сои. Источниками распространения болезни являются больные семена и растения.

Эти бактерии поражают только сою, образуя пятна желто-коричневого цвета с каплями эксудата. На ранней стадии поражения растения могут погибнуть. Распространены в США, Монголии, СССР, Чехословакии.

Ps. pisi. Возбудитель ожога стеблей гороха.

Бактерии принадлежат к флуоресцирующей группе. Образуют пятна на листьях и стеблях темно-зеленого цвета, которые затем буреют.

Бактерии распространяются интерцеллюлярно, проникая в сосудистую систему и вызывая завядание листьев и всего растения. Возбудитель из сосудистой системы проникает в стручки, а затем в семена.

Болезнь передается семенами и остатками бобовых растений. Распространена в США, Венгрии, Австралии.

Ps. trifoliorum. Возбудитель бактериоза клевера. Заболевание проявляется на всех надземных частях клевера в виде водянистых пятен, которые окрашиваются в коричневый цвет. При высыхании пятна продырявливаются. При сильном поражении листья засыхают и погибают.

Болезнь обнаружена в США и в СССР.

Ps. solanacearum. Возбудитель слизистой болезни картофеля. Бактерии относятся к многоядным микроорганизмам. Поражают сосудистую систему картофеля; вследствие закупорки бактериальной слизью вызывают карликовость, увядание и скручивание листьев. Бактерии проникают и в клубни, вызывают почернение сосудов и приводят к загниванию. Этот возбудитель поражает также томаты, табак, баклажаны, перец и другие растения. По данным ряда авторов, в Южной Африке из-за широкого распространения этой болезни в некоторых местах невозможно культивировать поражаемые возбудителем растения.

Ps. carotae. Возбудитель пятнистости моркови.

Бактерии поражают морковь — листья, стебли и цветки. На листьях образуются некротические пятна, на стеблях — вытянутые пятна или повреждения. На поздних стадиях развития растения болезнью охватываются цветки, на них бактерии выделяют клейкий эксудат.

Болезнь распространена в США, Канаде, Австралии, СССР.

Ps. vesicatoria. Возбудитель черной бактериальной пятнистости томатов. На листьях, стеблях, черенках и на зрелых плодах томатов бактерии вызывают пятнистость, пятна сначала темно-зеленого цвета, затем черного. Поражению подвергаются молодые ткани. При массовом заражении пятна сливаются, листья желтеют и сеянцы гибнут. Бактерии проникают в листья через устьица.

Первоисточником инфекции являются зараженные семена. Бактерии поражают, кроме томатов, перец. Экспериментально удалось заразить картофель, махорку, паслен, дурман и др.

Вредоносность бактериальной пятнистости при благоприятных условиях для ее развития может дойти до больших размеров, количество и качество плодов снижается.

Болезнь распространена в СССР, Канаде, Южной Африке и Австралии.

Ps. lycopersicum. Возбудитель вершинной гнили плодов томатов.

Возбудитель поражает зеленые плоды томатов и перца. Бактерии проникают при сильном нарушении нормального состояния ткани плодов и физиологических процессов.

Вредоносность бактерий большая при возделывании культур в теплицах и парниках, а также в местностях с жарким климатом.

Болезнь распространена в западноевропейских странах, Америке, Новой Зеландии, СССР — на Украине, в Закавказье, Крыму, Краснодарском крае.

Ps. lachrymans. Возбудитель бактериоза огурцов (табл. 49, *1*, *2*).

Возбудитель относится к узкоспециализированной группе бактерий — поражает только сеянцы, листья, плоды огурцов: на семядолях образуются мелкие круглые светло-коричневые пятна, на листьях — угловатые коричневые пятна, а на плодах — мелкие круглые язвы.

Источником инфекции служат зараженные семена. Вредоносность этой болезни большая; заболевание опасное — гибнут всходы, снижается и ухудшается урожай. Особенно большой вред эта болезнь приносит тепличным хозяйствам.

Болезнь распространена в США, ГДР, ФРГ, Франции, Италии, Великобритании, СССР и во многих других странах.

Ps. lacrimans. Возбудитель бактериоза дыни. Бактерии по своим признакам не отличаются от возбудителя бактериоза огурцов Ps. lachrimans. Однако этот вид микроорганизмов заражает только дыни. Поражаются листья, плоды и стебли растений. Инфекция распространяется больными семенами. Болезнь обнаружена в СССР в районах, где культивируется дыня.

Ps. cucurbitae. Возбудитель бактериальной пятнистости листьев и плодов тыквы.

Бактерии образуют пятна на листьях и плодах тыквы, на стеблях выделяют жидкость янтарного цвета. При сильном поражении на плодах образуются трещины, плоды загнивают.

Бактерии проникают через устьица, а затем распространяются по межклетникам. Возбудитель поражает, кроме тыквы, огурцы, кабачки и патиссоны. Болезнь распространена в США, Индии, СССР.



Рис. 182. Вершинная гниль плодов томатов (вверху) и перца (внизу).

Ps. campestris. Возбудитель сосудистого бактериоза капусты (табл. 50, рис. *1*, *2*, *3*). Клетки палочковидные. Устойчивы к высыханию и замерзанию.

Бактерии поражают капусту на всех стадиях развития — от всходов до зрелых растений. Болезнь проявляется в виде незначительного увядания и пожелтения пластинки листа. Позднее бактерии проникают в жилки, а затем в кочерыжку. Источником инфекции являются семена или почва. Бактерии, проникая в сосудистые пучки, распространяются по листьям и вызывают их почернение. Сосудистый бактериоз считается опасной болезнью капусты. При сильном поражении потери могут доходить до 40%.

Болезнь распространена в СССР и зарубежных странах.

Ps. maculicolum. Возбудитель бактериоза цветной капусты.

Бактерии относятся к флуоресцирующей группе микроорганизмов. Оптимальная температура роста 24—25 °С, погибают при 47 °С. Чувствительны к действию света и высыханию. Бактерии поражают в основном цветную капусту на всех стадиях ее развития. Они могут паразитировать и на белокочанной и других разновидностях этой культуры. Бактерии могут скапливаться внутри клеток паренхимы. Степень поражения семян от 2 до 35%. Вредоносность этой болезни велика.

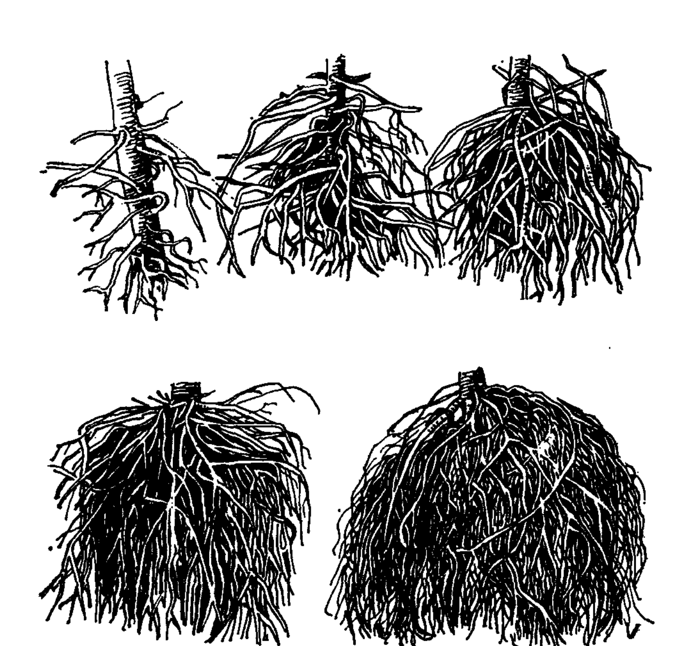


Рис. 183. Косматый корень плодов деревьев.

Болезнь распространена в США, Дании, Финляндии, Болгарии, Африке, Китае и СССР.

Ps. tumefaciens. Возбудитель корневого рака (табл. 51, *1*).

По своим морфологическим и физиологическим свойствам он очень близок к Ps. radiobacter, отличается только тем, что образует опухоли, выделяет особые вещества, которые вызывают усиленный рост и беспорядочное размножение клеток ткани, превращая нормальные клетки в опухолевые. Бактерии в опухолях образуют бактериофаг, который является причиной растворения клеток. Подобно опухолям человека и животных, первичные опухоли растений способны образовывать вторичные опухоли — метастазы. Клетки вторичных опухолей свободны от возбудителя и способны к автономному росту в культуре изолированной ткани.

При трансплантации стерильно растущая ткань способна образовывать опухоли на здоровых растениях. Бактерии продуцируют физиологически активные вещества — ауксиноподобные и гиббереллиноподобные.

Возбудители проникают в растение через рану и стимулируют рост и размножение клеток. Этим свойством возбудитель корневого рака отличается от большинства бактерий, которые вызывают болезни растений. Опухоли развиваются из паренхимной ткани. Бактерии устойчивы к низким температурам. Они относятся к многоядной группе микроорганизмов, паразитируют на многих растениях (более тридцати семейств). Вредоносность в разных климатических условиях и у разных растений неодинаковая. Особый вред возбудители корневого рака наносят питомникам.

Болезнь распространена во всех частях земного шара.

Ps. rhizogenes. Возбудитель косматого, или волосяного, корня.

Бактерии способны продуцировать питательные вещества, стимулирующие рост и появление новых корней, эти вещества называются ризогенными. Бактерии проникают в растения только через пораженную часть, при окулировке, обрезке корней, а также при ранении растений насекомыми. Бактерии могут перезимовывать в почве вблизи корней.

Косматый, или волосяной, корень относится к опухолевому заболеванию, которым поражаются многие растения: яблоня, свекла, томаты, малина, персики и др.

Ps. cerasi. Возбудитель бактериального рака косточковых пород.

Бактерии относятся к флуоресцирующей группе микроорганизмов. Возбудитель поражает черешни, сливы, вишню, абрикосы, персики, а также цветки, почки, побеги, ветки растений. Кора побегов темнеет, засыхает, отмирает, затем опадает с образованием углублений. Распускающиеся почки и листья начинают чернеть, засыхают и остаются висеть на ветках. На плодах образуются пятна, характерные для этой болезни.

Болезнь опасна. При сильном поражении может засохнуть все дерево. Бактериальный рак косточковых пород распространен в США, Великобритании, Дании. В СССР болезнь обнаружена в южных районах.

Ps. piri. Возбудитель европейского ожога груш.

Бактерии поражают только груши, молодые листья, почки; побеги буреют и засыхают. Верхушечные побеги изгибаются, принимая форму серпа, крючка. Листья не опадают. Цветки как бы прихвачены морозом. Кора растрескивается, отстает, но эксудата на ней нет. Болезнь распространяется сверху вниз по растению. Бактерии проникают через механические повреждения и реже через устьица. Симптомы европейского ожога сходны с американским, но имеется и ряд отличий: плоды не поражаются, эксудата нет, бактерии поражают только груши.

Болезнь обнаружена в СССР.

Ps. pruni. Возбудитель бактериальной (дырчатой) пятнистости листьев косточковых деревьев (табл. 51, рис. *2*, *3*).

Бактерии поражают листья, ветки и плоды. Образуют водянистые пятна с желтым слизистым выделением. При сильном поражении листья опадают, на неопавших листьях больные участки высыхают и выпадают. Листья проды-

рявливаются, поэтому болезнь называется дырчатой пятнистостью. Бактерии могут перезимовать в почках, почки заражаются через листья в следующем сезоне.

Бактерии поражают разных представителей косточковых: персики, абрикосы, сливы, вишни и другие культуры.

Болезнь распространена в США, Новой Зеландии, Австралии, Японии, Бразилии и СССР.

Ps. mors prunorum. Возбудитель вызывает пожелтение и скручивание листьев косточковых растений. Палочки мелкие, подвижные, с полярными жгутиками, флуоресцируют голубым цветом. Кислоту образуют на средах с глюкозой, сахарозой и глицерином. Бактерии поражают главным образом сливы, вызывают пожелтение и скручивание листьев. На основании исследований ряда авторов и описания свойств этого возбудителя его считают синонимом Ps. cerasi.

Ps. mori. Возбудитель бактериоза шелковицы.

Бактерии относятся к флуоресцирующей группе микроорганизмов. Они очень близки к видам Ps. phaseolica и Ps. citriputeale. Образуют бактериофаг, который лизирует многие виды бактерий, относящиеся к флуоресцирующей группе. Однако бактерии по патогенности относятся к узкоспециализированной группе и поражают только шелковицу.

Симптом болезни — появление пятнистости на молодых листьях и побегах ранней весной. Пятна на листьях сначала просвечивают, затем темнеют, ткань засыхает и проваливается; иногда засыхает весь лист. На пораженных местах появляется иногда жидкость, которая представляет бактериальную массу. Бактерии могут проникать через естественные отверстия — устьица и распространяться по межклеточным пространствам.

Болезнь вредоносна в питомниках, снижает качество кормового фонда. Она распространена во многих странах, где культивируют шелковицу: Франции, Японии, Австрии, Америке, Великобритании, Индии, Румынии, Болгарии, Южной Африке, СССР.

Ps. juglandis. Возбудитель бактериального ожога грецкого ореха. Бактерии поражают грецкий орех и все родственные ему виды.

На листьях, ветках и молодых плодах бактерии образуют мелкие угловатые черные пятна, которые затем увеличиваются, сливаются. Сильно пораженные ветки высыхают. Особенно страдают молодые мелкие орешки, на которых образуется водянисто-мягкая зона, плоды гниют. Заражаются главным образом молодые одно- и двулетние деревья. Инфекция может передаваться путем перенесения пораженной пыльцы.

Болезнь распространена в Мексике, США, Чили, Южной Африке, Австрии, Франции, Италии, ГДР, ФРГ, Югославии, Великобритании, Румынии.

Ps. corylina. Возбудитель бактериального ожога орешника.

Этот возбудитель сходен с Ps. juglandis.

Бактерии поражают почки, листья, стебли, побеги фундука и других растений из рода Corylus. Почки весной становятся коричневыми и не раскрываются. Пораженные побеги вблизи основания ломаются, появляются мокнущие угловатые пятна. Пораженные старые ветки часто трескаются. Плоды также покрываются пятнами коричневого и черного цвета. Иногда чернеют и ядра ореха.

Болезнь распространена в США.

Ps. citri. Возбудитель рака цитрусовых (табл. 52, *1—4*).

Бактерии обладают высокой вирулентностью и патогенностью. Они быстро погибают в почве и в искусственных условиях культивирования; поражают листья, плоды и ветви. Признаки заболевания следующие: 1) на поверхности листьев появляются пятна, напоминающие мелкие опухоли; 2) вокруг ракового повреждения расположен желтый ореол; 3) кратерообразное углубление в центре пятна. Мякоть плода не поражается.

Бактерии являются раневым паразитом, но могут проникать и через устьица. Проникая в ткань, они сначала стимулируют рост клеток, а затем вызывают их гибель. Бактерии поражают различные виды цитрусовых.

Болезнь распространена широко — в Америке, Азии, Африке, на Филиппинах, Гавайских островах, Яве, Шри Ланка (Цейлоне), в Северной Австралии.

Ps. citriputeale. Возбудитель ожога ветвей, листьев и пятнистости плодов цитрусовых (табл. 52, *5*).

На листьях и ветвях цитрусовых растений бактерии образуют светло-коричневые или темные пятна с выделением эксудата. На плодах появляются сначала коричневые, а затем черные пятна с образованием темных ямочек. Мякоть плода не поражается. Болезнь наблюдается ранней весной и поздней осенью. Бактерии могут проникать через устьица и, главным образом, через ранения. Возбудитель относится к полифагам, поражает все виды цитрусовых и другие виды растений. Относится к флюоресцирующей группе псевдомонад.

Большой вред бактерии приносят при поражении ветвей. На больных деревьях количество плодов уменьшается в 3—9 раз.

Болезнь обнаружена в тех странах и во всех районах СССР, где возделываются цитрусовые насаждения.

Ps. vitivorum. Возбудитель пятнистого некроза виноградной лозы (табл. 53).

Бактерии поражают виноград. Болезнь обнаружена в Южной Африке, Италии, Франции.

Ps. rubi. Возбудитель стеблевого рака малины.

Бактерии принадлежат к весьма специализированной группе микроорганизмов, поражают только растения из рода Rubus. Стеблевой рак распространяется с помощью посадочного материала. Бактерии проникают через повреждения, вызывают гранулированные опухоли, быстро увеличивающиеся, могущие покрыть всю поверхность ветвей. Разрастание опухолей часто приводит к растрескиванию и высыханию ветвей.

Ps. savastanoi. Возбудитель туберкулеза маслины и ясеня.

Экспериментально вызывается заражение ясеня, жасмина и снежного дерева. Бактерии вызывают в корнях, ветвях и листьях наросты, внутри с пустотами — кавернами. Каверны заполнены бактериями.

Опухоли образуются так же, как у корневого рака, путем усиленного и ненормального деления клеток, заражение может происходить через повреждения.

Вредоносность болезни заключается в том, что больные ветви становятся карликовыми или отмирают, а иногда растения погибают полностью.

Болезнь распространена в Италии, Калифорнии, Мексике, Аргентине, Центральной Африке. В СССР на маслинах эта болезнь отсутствует, а на ясене встречается довольно часто.

Ps. toneliana. Возбудитель туберкулеза олеандра. Бактерии поражают все части растений, образуя вздутия.

Болезнь впервые обнаружена в Италии, в СССР распространена в районе Сочи и Сухуми.

Ps. hyacinthi. Возбудитель желтой болезни гиацинта (табл. 54). Бактерии поражают гиацинт, вызывая мокрую гниль, или желтую болезнь гиацинта.

Ps. caryophyti. Возбудитель бактериального увядания (вилт) гвоздики (табл. 55). Бактерии поражают гвоздику.

Ps. rimoefaciens. Возбудитель бактериального рака тополя. Возбудитель относится к узкоспециализированной группе микроорганизмов — поражает тополя. В лубяной части появляются наросты, которые затем растрескиваются. Бактерии сохраняются в трещинах (язвах) больного дерева и переносятся насекомыми и с каплями дождя.

Болезнь распространена в Европейской и Азиатской частях СССР.

ФИТОПАТОГЕННЫЕ БАЦИЛЛЫ

Bacillus mesentericus vulgatus. Возбудитель бактериоза початков кукурузы. Возбудитель относится к широко распространенной сапрофитной группе бактерий картофельной палочки, которая очень изменчива. Эти бактерии вызывают пятна на верхушках початка в фазу молочной спелости. Затем постепенно пятна становятся морщинистыми или язвообразными и сплошь покрывают верхушку зерновки. Семенная оболочка разрушается, и бактерии проникают в початок.

Возбудитель может долго существовать в почве и при соответствующих благоприятных условиях вызывает заболевание. Бактерии распространяются главным образом насекомыми.

Этот бактериоз приводит к недоразвитости и снижению всхожести кукурузы.

Bac. mesentericus является также возбудителем бактериального побурения абрикосов и персиков.

Бактерии поражают плоды — мякоть, прилегающая к косточке, буреет, вся полость плода приобретает буро-коричневую окраску, при этом внешне такие плоды могут иметь нормальный и здоровый вид. Болезнь может проявляться и внешне — плоды буреют. Кроме плодов, поражаются и листья: на них появляются маслянистые пятна, которые впоследствии буреют, листья деформируются и разрываются.

Болезнь впервые обнаружена в Армении.

ФИТОПАТОГЕННЫЕ НЕСПОРОНОСНЫЕ БАКТЕРИИ С ПЕРИТРИХИАЛЬНЫМ ЖГУТИКОВАНИЕМ

Bacterium dissolvens. Возбудитель стеблевой гнили кукурузы. Поражает нижнюю часть стебля и нижние листья кукурузы. Сначала появляются коричневые пятна, затем они сливаются, чернеют, и стебель загнивает.

Распространено заболевание в США, Канаде, Индии.

Bact. bussei. Возбудитель хвостовой гнили корня свеклы (гуммозис).

Эта болезнь — один из самых вредоносных бактериозов сахарной свеклы. Она распространяется в районах свеклосеяния при плохой аэрации почвы. В СССР хвостовая гниль свеклы обнаружена в районах свеклосеяния.

Bact. betae. Возбудитель серебристой болезни свеклы (табл. 47, *3*).

Бактерии поражают столовую и кормовую свеклу во всех фазах развития растения. Заражают почти все органы свеклы: листья, стебли, корнеплоды, прицветники и семенные

кисти. Первые симптомы заболевания — серовато-серебристые шероховатые пятна появляются на листьях вдоль жилок или по краю. Затем серебристость распространяется по всей поверхности листа, на пятнах появляются трещины, больные листья засыхают, увядают и растение гибнет. При сильном поражении основание корнеплода загнивает. Бактерии в растения проникают в основном через ранки и распространяются по межклеточным пространствам. Инфекция серебристости передается главным образом семенами. Бактерии в сухих остатках растения могут сохранить жизнеспособность свыше 3 лет.

Потери урожая свеклы от серебристости доходят до 75%. Распространены эти бактерии в Великобритании.

Bact. phytophtorum. Возбудитель болезни «черная ножка» картофеля (рис. 184, *2*).

Бактерии поражают картофель, вызывают образование «черной ножки» у основания стебля.

Бактерии принадлежат к типу интерцеллюлярных (межклеточных) паразитов. Болезнь начинает развиваться в паренхиме, а затем протекает по типу сосудистых заболеваний. При быстром течении бактериоза чернеет основание стебля, стебель разламывается, разваливается, растение погибает.

Источником распространения инфекции могут быть посадочный материал, почва, зараженная растительными остатками, а в полевых условиях — больные растения.

От этой болезни при благоприятных для развития бактерий условиях (влажность и тепло) погибает от 5 до 50 процентов растений.

Географическое распространение «черной ножки» необыкновенно велико — нет такой страны, где картофель не поражался бы этой болезнью.

Bact. carotovorum. Возбудитель мокрой гнили овощных культур.

Возбудитель мокрой гнили — «многоядный» микроорганизм. Бактерии вызывают мокрую гниль корней, плодов и мясистых стеблей, главным образом, овощных культур (морковь, редька, репа, огурцы, капуста, дыня, помидоры и др.).

Bact. aroidae. Возбудитель слизистого бактериоза капусты, мягкой, или водянистой, гнили плодов томатов. Бактерии поражают, кроме томатов, капусту, различные клубни, корнеплоды.

Хотя симптомы болезни на разных растениях проявляются по-разному, общие признаки для всех одинаковы — все части пораженных растений становятся водянистыми. Возбудитель — интерцеллюлярный паразит и проникает в растение при ранении.

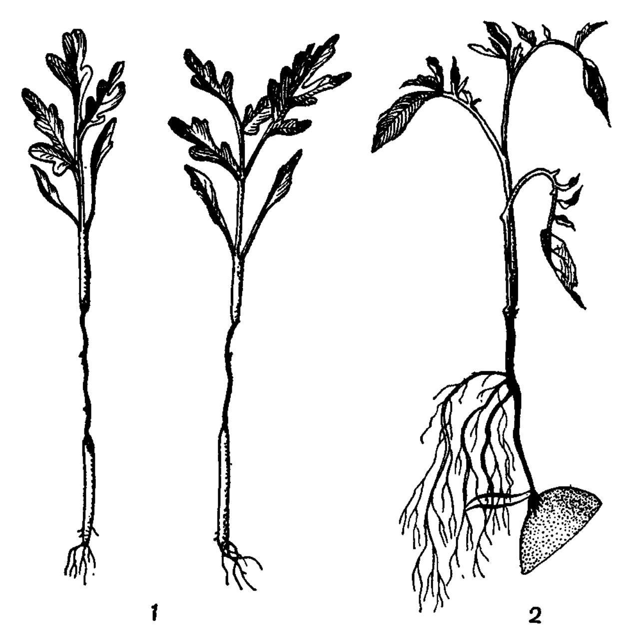


Рис. 184. Черная ножка томатов (*1*) и картофеля (*2*).

Бактериозы, вызываемые этим возбудителем, распространены почти повсеместно — в США, Канаде, Европе, Африке, СССР (на Дальнем Востоке) и др.

Bact. melonis. Возбудитель мокрой гнили плодов дынь.

Бактерии относятся к полифагам. Кроме дыни, поражают огурцы, морковь, свеклу, лимон, картофель, репу. На плодах сначала образуются темные влажные пятна, быстро распадается паренхима, плоды загнивают.

Болезнь распространена в США. В СССР мокрая гниль встречается, но возбудитель не идентифицирован.

Bact. tracheipilum. Возбудитель бактериального увядания огурцов и других тыквенных растений.

Вирулентность сохраняют долго. Бактерии поражают сосудистую систему разных тыквенных растений и картофеля, вызывая увядание. Считается, что болезнь передается вредителями.

Бактериальное увядание широко распространено в США, Канаде, Африке, Китае, Японии, Новой Зеландии, Великобритании, Дании, Франции.

Bact. amylovorum. Возбудитель ожога плодовых деревьев (табл. 56).

Установлено, что этот организм способен к расщеплению на расы с разной степенью вирулентности и к образованию фильтрующихся форм. Бактерии поражают около 36 видов растений из семейства розоцветных. Больше всех поражаются груша, яблоня. Эти бакте-

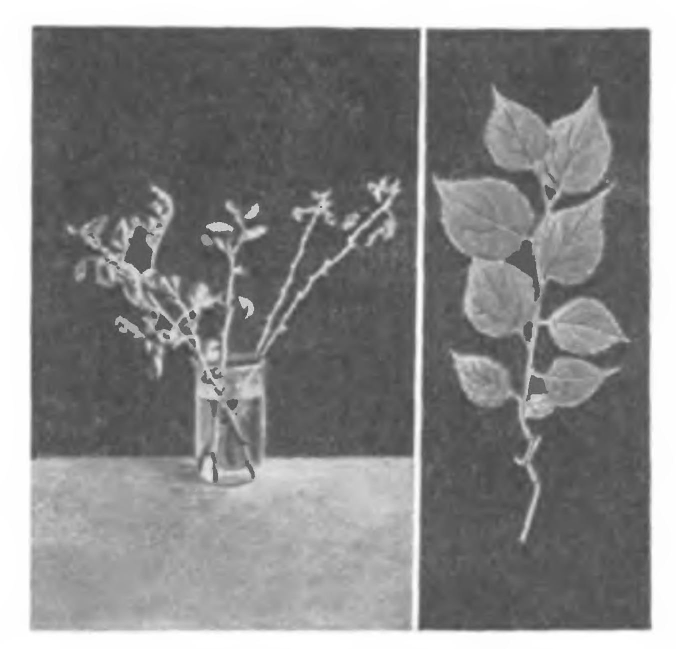


Рис. 185. Бактериальное увядание абрикосовых деревьев. Слева — больные ветки, справа — здоровая ветка.

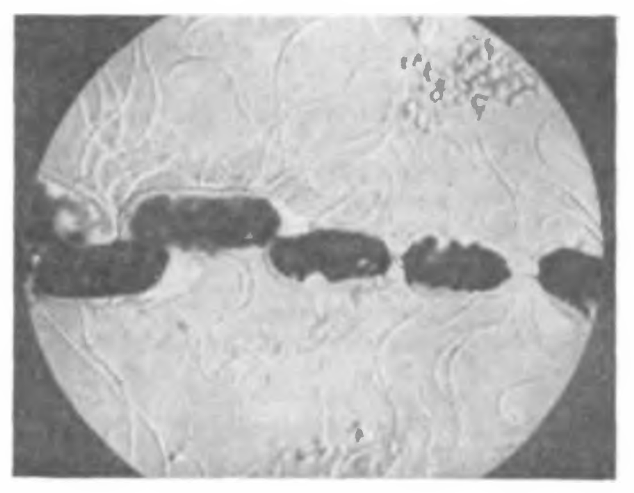


Рис. 186. Возбудитель бактериального увядания абрикосовых деревьев. Видны клетки со жгутиками. Электронно-микроскопический снимок. Увел. × 20 000.

рии повреждают еще и такой вид растений, как хурма и др. Болезнь охватывает главным образом цветки, побеги, ветви и зеленые плоды, которые чернеют и остаются на ветвях, как бы опаленные после пожара, поэтому болезнь называется ожогом.

На пораженных органах появляется желтого цвета эксудат, который содержит возбудителей ожога. Кора размягчается, вздувается и растрескивается.

Бактерии проникают в растения главным образом через поражения, трещины, а также через устьица. Источником инфекции являются дождевые капли; смытые эксудаты с бактериями переносятся ветром на соседние деревья. Инфекция может распространяться также насекомыми и пчелами, но в основном болезнь передается при окулировке.

Вредоносность этого заболевания очень велика — она может вызвать полное опустошение плодовых насаждений. Особенно страдает от ожога груша.

Болезнь распространена в Северной Америке, Канаде, Северной Европе, Новой Зеландии, Великобритании. В СССР не обнаружена.

Bact. armeniaca. Возбудитель бактериального увядания абрикосовых насаждений (рис. 185 и 186).

Возбудитель бактериального увядания относится к узкоспециализированной группе микроорганизмов — поражает только абрикосы и персики. Возбудитель проникает в растения через устьица, гидотоды (отверстия, служащие для регуляции водного режима растения) и ранения. Поражает растение ранней весной при набухании и распускании почек. Бактериальное увядание — сосудистое заболевание. Патогенные агенты поражают сосудистую систему, вызывают увядание молодых побегов, листьев и цветочных почек. На пораженных органах появляется слизистый липкий налет, содержащий бактерии. При сильном поражении болезнь приносит молодым плодоносящим деревьям большой вред — деревья засыхают и погибают.

Бактерии в обрезанных побегах сохраняют жизнеспособность в течение двух месяцев, что увеличивает опасность распространения инфекции. В почве бактерии теряют жизнеспособность.

Болезнь впервые обнаружена в Армении.

Bact. sp. Возбудитель туберкулеза яблони. Заболевание обнаружено и описано на Украине. Видовая принадлежность не определена.

Бактерии образуют на ветвях и стволе яблони узлы, утолщения. С возрастом в местах утолщения кора растрескивается, затем паренхима, заполняя трещины, выступает на поверхность трещин, образуются наросты с шероховатой и кратерообразной поверхностью. Часть веток, расположенная выше наростов, отмирает. Такие ветки имеют очень мало листьев, а плодоношение на них слабое или совсем отсутствует. Весной, с сокодвижением, из кратерообразных отверстий вытекает жидкость коричневого цвета. Жидкость содержит большое количество возбудителей туберкулеза яблони. Они и являются источником распространения инфекции от больного дерева к здоровому. Переносчиком могут быть насекомые, ветер. Внешний вид наростов и анатомическое строе-

ние их отличаются от описанных ранее опухолевых заболеваний древесных пород.

Болезнь обнаружена на Украине (Прикарпатье).

Chromobacterium erivanense. Возбудитель корневой гнили сеянцев хлопчатника. Вызывает увядание сеянцев.

Chromobacterium vitivorum. Возбудитель пятнистого некроза виноградной лозы (табл. 53).

ФИТОПАТОГЕННЫЕ МИКОБАКТЕРИИ

Pseudobacterium fasciens. Возбудитель фасциации (уродливости) земляники.

На стеблях зараженных растений появляются мелкие почки и возле них развиваются сближенные боковые побеги. Внешне заболевший куст напоминает головку цветной капусты, поэтому в литературе оно получило название «цветная капуста». Такое ненормальное разрастание тканей объясняется образованием бактериями ростовых веществ, индолилуксусной кислоты.

Возбудитель поражает землянику, душистый горошек, а также гладиолусы и георгины. Бактерии проникают в растения при повреждении корней земляничной нематодой.

Бактерии чувствительны к стрептомицину и фитобактериомицину.

Болезнь обнаружена в Латвии, Эстонии, Московской области.

Pseudobact. stewarti. Возбудитель бактериального увядания (вилт) кукурузы (табл. 57, *1—5*). Вызывает сосудистое заболевание и в поздней стадии разрушает паренхиму.

Болезнь проявляется в виде пятен и полос на листьях, а затем возбудитель как агрессивный паразит проникает во все части растения. Увядание вызывается закупоркой сосудов и интоксикацией выделяемыми токсинами. Больные початки дают недоразвитые семена. Зараженные семена опасны как источник инфекции. В распространении вилта важную роль играют вредители.

Большой ущерб заболевание наносит сельскому хозяйству США и Италии.

Mycobacterium insidiosum — возбудитель увядания (вилт) люцерны. Бактерии растут при сравнительно низких температурах, 1,5—2,0 °С. Вызывают карликовость растений, увядание люцерны, сосудистое заболевание. При этом главным образом поражаются сосуды корневой системы. Кроме люцерны, возбудитель вилта может заражать и донник. Вилт распространен в США, СССР (в ряде районов).

Mycobact. sepedonicum — возбудитель кольцевой гнили картофеля (табл. 48, *4*). Относится к узкоспециализированным паразитам. Поражает главным образом картофель — сосуды, листья, стебли и клубни; закупоривает сосуды, стебли скручиваются, и растение высыхает. Оптимальная температура роста бактерий 20—25 °С, погибают при 45—50 °С.

В клубнях бактерии вызывают почернение сосудов (в виде кольца). Распространяются возбудители через посевной материал, больные растительные остатки. В почве бактерии быстро погибают под влиянием антагонистов.

Болезнь распространена в США, Канаде, СССР и других странах.

Все описанные выше бактериозы картофеля вызываются раневыми микроорганизмами.

Mycobact. michiganense. Возбудитель бактериального рака томатов (табл. 58, *1—4*).

Возбудитель бактериального рака — узкоспециализированный организм. Поражает главным образом томаты и растения из семейства пасленовых. Это заболевание вызывает увядание растений вследствие поражения сосудистой системы, на плодах и листьях образуются светлые округлые пятна с темным центром («птичий глаз»).

Источником первичной инфекции являются зараженные семена и почва. В дальнейшем болезнь распространяется от больных растений к здоровым, особенно при пасынковании.

Вредоносность при благоприятных для бактерий условиях большая, пораженность посевов может достигать 70% и более.

Болезнь распространена в США, Италии, Франции, Бельгии, Великобритании, Южной Африке, Австралии, Канаде, СССР.

ИСТОЧНИКИ ЗАРАЖЕНИЯ ФИТОПАТОГЕННЫМИ БАКТЕРИЯМИ

Одним из важнейших источников заражения являются семена. Попадая внутрь или на поверхность семян, фитопатогенные бактерии находят подходящее место для перезимовки. При прорастании семян они могут заражать всходы, а затем по проводящим сосудам передвигаться в растения и заражать взрослые растения в период вегетации. Кроме того, больные семена могут служить источником распространения инфекции, причиной появления бактериозов в таких районах, где раньше их не было.

Инфекцию могут распространять также и зеленые растения, в которых бактерии хорошо сохраняются и переносятся в новые районы страны вместе с зараженными растениями (черенки, окулировочные материалы — глазки). Одним из основных источников заражения бактериозами являются остатки больных растений. Особенно долго и хорошо фитопатогенные бактерии сохраняются в деревянистых частях растений.

Почва же как источник инфекции не представляет большой опасности. Многочисленные исследования показали, что фитопатогенные бактерии, попадая в почву, быстро погибают под воздействием микробов-антагонистов (происходит как бы самоочищение почвы).

Несколько иное значение имеет ризосфера растений, т. е. те частицы почвы, которые прилегают к корням растений. Известно, что растение оказывает селекционирующее действие на микроорганизмы ризосферы, состав которых специфичен для каждого вида растений. В этот видовой состав микроорганизмов ризосферы входят и фитопатогенные бактерии, но в небольшом количестве.

В литературе есть описание некоторых видов прикорневых фитопатогенных бактерий, которые при благоприятных для них условиях могут заражать растение-хозяина.

Некоторые виды насекомых также могут являться источником первичной инфекции. Большую опасность в распространении бактериозов представляют капельки дождя с мелкими частицами остатков больных растений, которые ветром и воздушными течениями разносятся на далекие расстояния (воздух сам по себе не играет роли в непосредственной передаче заболеваний).

Переносить фитопатогенные бактерии может также и вода — поливная, вода рек и других источников. И наконец, в природе в распространении бактериозов немаловажную роль играют нематоды, слизни, животные (птицы).

Человек тоже может распространять бактериозы на большие расстояния при переброске, перевозке семян и посадочного материала, а также при обработке растений, уходе за ними в период вегетации.

При организации мер борьбы с бактериальными болезнями растений необходимо знать биологию возбудителей, условия их обитания, их взаимосвязи и взаимодействия с растением-хозяином. Основные мероприятия по борьбе с бактериозами следующие: химическое обеззараживание семян, дезинфекция саженцев и черенков путем обработки их химикатами, физические и биологические методы.

Антибиотики также применяют для профилактики и лечения бактериозов. Кроме непосредственного антимикробного действия на возбудителей бактериозов, антибиотические вещества, длительное время сохраняя антимикробную активность в растениях, повышают сопротивляемость растений к заболеваниям.

Одно из основных мероприятий по борьбе с бактериозами — дезинфекция почв. Этот метод особенно эффективен и широко применяется в парниковых и тепличных хозяйствах. Существует и биологический метод обеззараживания почв. Для уничтожения фитопатогенных бактерий используют микробов-антагонистов; их вносят в почву или же создают в почве условия, благоприятные для роста, развития, накопления и активной деятельности микробов-антагонистов. Для этого проводят агротехнические мероприятия: почву удобряют, обрабатывают, аэрируют и т. д.

Использование иммунитета (невосприимчивости) растений является мощным оружием в борьбе с бактериозами. Непрерывное размножение естественно устойчивых сортов растений, выведение новых иммунных к болезням сортов, повышение защитных свойств у восприимчивых сортов, которые обладают полезными и ценными для народного хозяйства свойствами и признаками,— далеко не полный перечень способов борьбы с бактериями с помощью иммунитета.

В настоящее время создано много сортов растений, которые обладают высокими защитными свойствами.

Однако выводить устойчивые сорта следует непрерывно, так как потенциальная изменчивость большинства патогенных организмов не позволяет какому-либо устойчивому сорту оставаться таковым в течение неопределенно длительного периода. Конечный успех использования устойчивости растения-хозяина зависит от непрерывного проведения научных исследований, наблюдений и проверки защитных свойств той или иной культуры.

Распространению многих болезней способствуют развитие торговли растительными продуктами, туризм и др. Поэтому для предупреждения завоза возбудителей, которые не зарегистрированы в нашей стране, были приняты постановления, направленные на развитие карантинных мероприятий и охрану территории страны от проникновения опасных возбудителей заболеваний растений.

В результате осуществления карантинных мероприятий в нашу страну не проникли такие опасные бактерии, как возбудитель ожога плодовых насаждений, бактериального вилта кукурузы, рака цитрусовых. Созданы международные организации, которые занимаются вопросами защиты растений от бактериозов.

Наряду с мероприятиями по внешнему карантину растений в СССР широко осуществляются мероприятия по внутреннему карантину растений, направленные на ликвидацию и локализацию карантинных болезней, которые в нашей стране распространены ограниченно.

Все методы борьбы с фитопатогенными бактериями в сочетании с высоким уровнем агротехнических мероприятий предупреждают развитие и распространение бактериозов растений, принося большую пользу народному хозяйству.

ТЕРМОФИЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ

Экологически обособленную группу в природе представляют термофильные микроорганизмы. Температурные условия вызывали в в процессе эволюции появление микробных форм, которые оказались способными развиваться при разных температурах, в том числе и при высокой (50—93 °C).

Видная роль в изучении термофильных микроорганизмов принадлежит А. А. Имшенецкому, Е. Н. Мишустину, Б. Л. Исаченко и др. Эти ученые не ограничились разработкой только теоретической стороны проблемы явления термофилии, и их исследования имели важное практическое значение.

Одна из главных отличительных особенностей термофилов — ускоренный обмен веществ. За последние годы благодаря новейшим методам исследования удалось накопить данные, частично раскрывающие механизмы, при помощи которых клетка защищается от воздействия высокой температуры. Установлено, что наиболее существенные изменения под воздействием высокой температуры претерпевают клеточные белки и липиды, с которыми связаны основные жизненные процессы.

Благодаря высокой скорости роста термофильные микроорганизмы могут найти широкое применение в самых различных отраслях промышленности и сельского хозяйства.

Методы выделения термофильных и мезофильных бактерий в основном сходны. Различие заключается лишь в температуре выращивания. Для того чтобы точно установить оптимальную температуру развития и закрепить ее, культуру необходимо длительно (1 — 2 месяца) пассировать (пересевать) в диапазоне найденного оптимума.

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ГРУППЫ МИКРООРГАНИЗМОВ. ТЕРМОТОЛЕРАНТНОСТЬ И ТЕРМОУСТОЙЧИВОСТЬ

Различные микроорганизмы могут развиваться при разных температурах: одни микробы хорошо растут при низких температурах, близких к 0 °C (+5 °C); другие, наоборот, способны к росту при высоких температурах (около 90 °C). Поэтому микроорганизмы делят по их отношению к температуре на три основные группы — психрофилы, мезофилы и термофилы.

Психрофилы (предпочитающие низкие температуры) — микроорганизмы, имеющие минимальную температуру роста ниже 0 °C.

Мезофилы (предпочитающие средние температуры) — микроорганизмы, имеющие минимальную температуру роста выше, чем у психрофилов, а максимальную температуру ниже, чем у термофилов. Большинство микроорганизмов — мезофилы, растущие обычно при температурах от 0—10 °C до 40—45 °C.

Термофилы (предпочитающие высокие температуры) — микроорганизмы с максимальной температурой роста обычно выше 50 °C.

Что же такое минимальная и максимальная температуры роста? Минимальная — это такая пороговая температура, при незначительном снижении которой скорость роста микроорганизма (прирост клеток за 1 ч) близка к нулю, т. е. практически рост прекращается. Максимальная температура — пороговая температура, при незначительном повышении которой скорость роста микроорганизма близка к нулю.

При изучении особенностей каждого нового штамма обязательно определяют и оптимальную температуру, т. е. устанавливают тот температурный диапазон, в котором данный микроорганизм растет с максимальной скоростью. При максимальной скорости роста микроорганизм, естественно, наиболее интенсивно размножается. Поэтому довольно часто скорость роста выражают как число генераций за 1 *ч*. Английский ученый Т. Д. Брок предложил схему, показывающую зависимость скорости

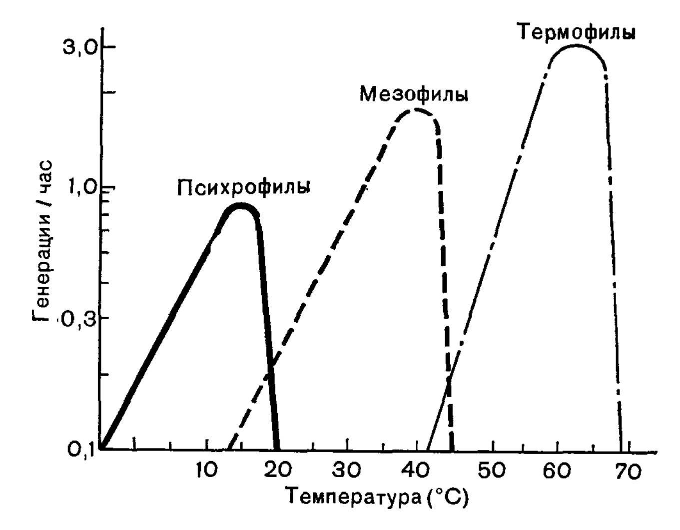


Рис. 187. Зависимость от температуры скорости роста психрофильных, мезофильных и термофильных микроорганизмов.

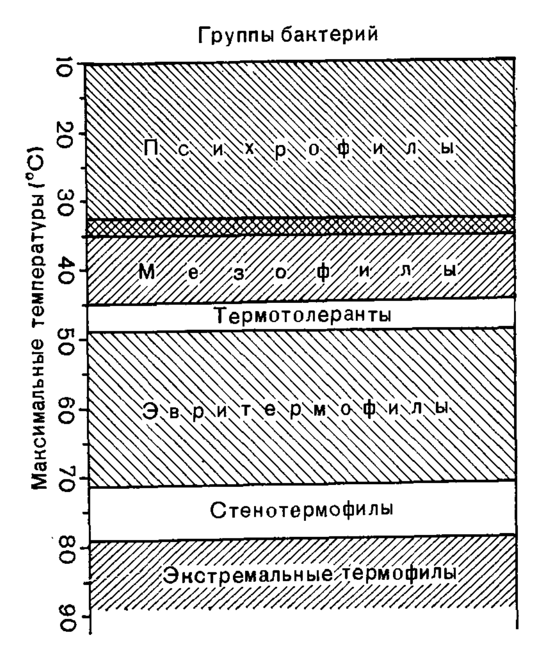


Рис. 188. Группы бактерий по максимальным температурам роста.

роста (частоты генераций) от температуры для различных температурных групп микроорганизмов (рис. 187).

Внутри группы термофилов различают еще четыре более мелкие подгруппы (рис. 188) — экстремально термофильные микроорганизмы, стенотермофилы, эвритермофилы, термотолерантные микроорганизмы (термотолеранты).

Экстремально термофильные микроорганизмы вовсе не растут при температурах ниже 40—45 °С, оптимальная температурная зона роста — около 80 °С, максимальные температуры близки к 93 °С.

Стенотермофилы характеризуются минимальными температурами роста, равными 37—40 °С, максимальные лежат в области 70—80 °С, зона оптимальных температур — 55—65 °С.

Наибольшее количество термофильных микроорганизмов относится к подгруппам эвритермофилов и термотолерантов. Эти подгруппы довольно сложно четко охарактеризовать. Особенно трудно отличить термотолерантные штаммы от некоторых мезофилов.

Эвритермофилы имеют минимальную температуру роста ниже 37 °С, а максимальную — выше 48 °С, но ниже 70 °С. Эта подгруппа включает представителей различных систематических групп — бактерий, актиномицетов, дрожжей, грибов, водорослей.

Термотолеранты характеризуются максимальной температурой роста, равной 45—48 °С (для бактерий). Однако некоторые мезофильные штаммы также могут иметь максимальную температуру, равную 45 °С. В таких случаях отличить термотолерантный штамм от мезофильного можно по изменению величины скорости роста при незначительном (на 3—6°) сдвиге температуры в сторону возрастания от значения температур, являющихся оптимальными для мезофильных штаммов бактерий (обычно 37 °С). При таком увеличении температуры скорость роста термотолерантного микроорганизма существенно не изменится, а мезофильный штамм будет развиваться с заметно снижающейся скоростью. Если микроорганизм окажется эвритермофильным (со сравнительно низкой максимальной температурой 48—50 °С), то его скорость роста при повышении температуры от 37 до 43 °С резко возрастет.

Таким образом, по изменению скорости роста можно установить принадлежность данного штамма микроорганизма к той или иной температурной группе или подгруппе.

Итак, термотолерантный микроорганизм способен размножаться с почти одинаковой скоростью как при обычной температуре (37 °С), являющейся оптимальной для мезофильных штаммов, так и при более высокой (на 3—7°

выше) температуре. Термотолерантный микроорганизм как бы безразличен к такому изменению температуры. Да и сам термин «термотолерантность» означает терпимость к повышению температуры. Следовательно, под термотолерантностью следует понимать способность микроорганизма размножаться без существенного уменьшения или увеличения скорости роста при указанном выше увеличении температуры.

В природе и лабораторных условиях микроорганизмы могут подвергаться кратковременному воздействию высоких температур. Во время такого теплового воздействия клетки обычно не размножаются. После прекращения действия этого неблагоприятного для развития микроорганизма фактора одни штаммы могут сохранить репродуктивную способность (способность к размножению), другие оказываются менее устойчивыми и погибают. Устойчивость микроорганизмов различных температурных групп (психрофилов, мезофилов, термотолерантов, термофилов) к кратковременному воздействию высоких температур без повреждения репродуктивной способности микроорганизма (при снятии действия этих температур) целесообразно характеризовать термином термоустойчивость (терморезистентность).

ПРИЧИНЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ СПОСОБНОСТЬ ТЕРМОФИЛОВ СУЩЕСТВОВАТЬ ПРИ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУРАХ

Многие ученые давно пытались установить, почему термофильные микроорганизмы могут существовать при таких высоких температурах, как 50—90 °С. Оказалось, что как структурные и клеточные элементы, такие, как оболочка, мембраны, рибосомы, так и входящие в состав клетки протеины, жиры, ферменты заметно отличаются качественно и количественно от подобных клеточных компонентов мезофильных форм.

Выяснилось также, что если некоторые элементы клетки недостаточно стабильны к высокой температуре (например, рибонуклеиновые кислоты), то их синтез в клетке осуществляется с большей скоростью. В этом процессе участвуют ферменты, отличающиеся высокой термостабильностью.

Оболочка клетки термофилов также обладает заметной устойчивостью к действию температуры. Это обусловлено ее химическим составом и более устойчивым к температуре механизмом (чем у мезофилов), осуществляющим синтез клеточных стенок.

Дж. Т. Форрестер и А. Дж. Викен показали, что содержание липидов в клеточных стенках термофилов выше, чем в стенках большинства мезофилов. В клеточных стенках Bac. coagulans, выращенных при 55 °С, обнаружен необычный полимер, подобный тейхоевой кислоте.

Значительный интерес представляют ранние исследования Х. Коффлера, который показал, что клеточные белки, выделенные из жгутиков термофилов, более термостабильны, чем белки, выделенные из жгутиков мезофильных форм микробов.

Американский исследователь Т. Д. Брок высказал мнение о решающей роли клеточной мембраны в предохранении клетки от теплового повреждения. Некоторые исследователи выдвигают предположение, что состав мембранных липидов определяется максимальной или минимальной температурой роста микроорганизмов. Так, показано, что среди мембранных липидов Bacillus stearothermophilus преобладают жирные кислоты с более длинными и разветвленными цепочками (C_{15} и C_{17}). Вероятно, эти кислоты могут придавать большую упругость мембранной структуре.

Помимо качественных различий в химическом составе клеточных мембран, клетки термофильных бактерий содержат больше мембран, чем клетки мезофильных бактерий. Х. Бодман и Н. Е. Велкер нашли увеличение количества мембран в клетках Bac. stearothermophilus при повышении температуры роста. Так, при температуре роста Bac. stearothermophilus 55 °С на долю мембран приходилось 16,5 %, а при 65 °С — 17,8 % от сухой массы клеток. Также было отмечено, что с повышением температуры роста указанной культуры от 55 до 65 °С отношение протеинов к липидам в мембранах возрастает от 3,65 до 5,22 соответственно.

Клеточные мембраны могут иметь различное строение у разных групп микроорганизмов. Так, например, известно, что у грамотрицательных бактерий мезосомы менее развиты, чем у грамположительных. Возможно, поэтому основные виды облигатных термофильных бактерий грамположительны.

Мембраны в клетке служат не только границей раздела фаз, но и местом локализации ряда важнейших биологических систем. В настоящее время имеются данные, указывающие, что некоторые ферменты термофилов приобретают термостабильность, когда они связаны с клеточной мембраной. Если их отделить от мембраны с помощью ультразвука, то эти ферменты становятся относительно термолабильными.

Мембраны термофильных бактерий отличаются высокой механической прочностью.

Было показано, что многие облигатно-термофильные бактерии (Bac. stearothermophilus, Bac. coagulans, Bac. denitrificans) способны образовывать шаровидные протопласты при развитии сначала в интенсивно аэрируемой среде, а затем (в фазе экспоненциального роста) без аэрации.

Одним из главных факторов, вызывающих процесс образования протопластов, является резкий дефицит кислорода в среде. Образовавшиеся в этих условиях протопласты могут длительное время не лизироваться в обычных условиях, что свидетельствует об их значительной осмотической устойчивости.

Рибосомы, выделенные из клеток облигатно-термофильных бактерий, обладают значительно большей термостабильностью, чем рибосомы, выделенные из клеток мезофильных форм. Высказывается предположение, что наибольшая стабильность рибосом у термофилов может быть благодаря различиям в составе и структуре рибосомальных протеинов.

Интересно привести данные, полученные при изучении термостабильности рибосом у Thermus aquaticus, оптимальная температура роста которой равна 70 °С.

Рибосомы грамотрицательной палочки Thermus aquaticus были устойчивы при нагревании до 79 °С, а рибосомы Bacterium coli разрушались при увеличении температуры до 59 °С. Температура денатурации рибосом T. aquaticus коррелирует с максимальной температурой роста этой бактерии, также равной 79 °С. Рибосомы грамположительной термофильной бациллы Bac. stearothermophilus денатурировались при температуре 72 °С.

Химический состав рибосом T. aquaticus следующий: 59% белка и 41% РНК. По процентному содержанию этих компонентов рибосомы T. aquaticus заметно отличались от рибосом грамотрицательной бактерии B. coli, которая состояла из 41% белка и 59% РНК. Увеличение содержания белка, по-видимому, обеспечивает повышенную термостабильность рибосом культуры T. aquaticus.

При изучении нуклеотидного состава рибосомальной РНК, выделенной из клеток T. aquaticus, Bac. stearothermophilus и B. coli, было выявлено повышенное содержание гуанина и цитозина в молекуле РНК T. aquaticus и Bac. stearothermophilus по сравнению с РНК, выделенной из B. coli.

Рибосомальная РНК, выделенная из клеток термофильных бактерий, более устойчива к действию рибосомальной рибонуклеазы, чем РНК, выделенная из мезофильных форм микроорганизмов.

Интересно было сравнить термоустойчивость рибосом T. aquaticus и B. coli с терморезистентностью выделенных из этих рибосом рибосомальных РНК. Отмечено, что, хотя рибосомальная РНК T. aquaticus более термоустойчива, чем р-РНК B. coli, обе изолированные из рибосом р-РНК были значительно менее термостабильными, чем интактные рибосомы этих же микроорганизмов.

Те клеточные элементы, которые у термофилов термолабильны (транспортная РНК), способны быстро восстанавливаться после их разрушения или инактивации. В. Бабела и И. Холдстворт установили, что оборачиваемость т-РНК в клетках термофилов гораздо выше, чем у мезофильных форм; этим обеспечивается более высокая скорость синтеза протеинов термофилами. По данным С. М. Фридман и И. Б. Вайнштейн, фермент аминоацил-т-РНК-синтетаза, выделенный из термофильной бактерии Bac. stearothermophilus, обладает высокой термостабильностью, сама же т-РНК термолабильна.

Таким образом, клетки термофилов способны к быстрому ресинтезу разрушенных и инактивированных клеточных компонентов. С другой стороны, т-РНК экстремально-термофильной бактерии T. aquaticus была более термостабильной и не подвергалась денатурации при 68 °С, в то время как т-РНК B. coli была стабильной только до 55 °С.

Вероятно, высокая термостабильность т-РНК T. aquaticus, так же как и р-РНК, связана с повышенным содержанием в ее молекуле гуанина и цитозина в сравнении с более низкими концентрациями этих оснований в т-РНК B. coli и Bac. stearothermophilus.

Различные ферментные системы, а также отдельные ферменты термофилов неодинаково устойчивы к действию высокой температуры. Наиболее устойчивы гидролитические ферменты. По степени термостабильности Л. Л. Кэмпбелл и Б. Пейс разделяют ферменты на три группы. Среди них наиболее стабильными являются α-амилаза, протеаза, ферменты, активирующие аминокислоты.

Высокой терморезистентностью отличаются аминоацилирующие ферменты, принимающие участие в синтезе белка экстремально-термофильной бактерии T. aquaticus. Эти ферменты были более термостабильными и биологически активными при оптимальной температуре их действия, равной 70°С, чем те же ферменты B. coli при 45 °С. На высокую степень биологической активности аминоацилсинтетаз T. aquaticus указывает тот факт, что процесс аминоацилирования у T. aquaticus заканчивается в первые 3 *мин*, а у B. coli полное аминоацилирование наступало через 6 *мин*.

Эти данные согласуются с результатами исследователей, изучавших свойства аминоацил-

т-РНК-синтетаз облигатно-термофильной бактерии Bac. stearothermophilus. Этот фермент был биологически активен при более высокой температуре (55 °С), чем взятый для сравнения фермент из B. coli (37 °С). Однако некоторые экспериментальные данные свидетельствуют о том, что высокий температурный оптимум для аминоацилирования у Bac. stearothermophilus не является необходимым. Б. Бабела и И. Холдсворт сообщили о потере 50% активности аминоацилсинтетазы Bac. stearothermophilus после инкубирования этого фермента при температуре 60 °С в течение 10 *мин*. Термостабильность аминоацилсинтетазы Bac. stearothermophilus оказалась низкой при температуре, близкой к оптимальной температуре роста указанного микроорганизма. В противоположность этому у T. aquaticus обнаружена хорошая корреляция между температурным оптимумом аминоацилирования и оптимальной температурой роста, равной 70 °С.

Из экстремально-термофильной бактерии (штамм АТ-62) был выделен фермент аспартокиназа. Этот фермент катализирует образование таких аминокислот, как лизин, треонин и изолейцин. Аспартокиназа очень термостабильна. Максимально активен этот фермент при 70 °С, что коррелирует с оптимальной температурой роста указанного штамма бактерии.

Фермент фруктозо-1,6-дифосфатальдолаза был выделен из бактерии T. aquaticus. Температурный оптимум действия этого фермента около 95 °С; он стабилен при 80 °С в течение 1 *ч* в отсутствие субстрата и при низкой концентрации белка. Значительный интерес представляет сравнение терморезистентности фруктозо-1,6-дифосфатальдолаз, выделенных из клеток T. aquaticus и Bac. stearothermophilus. Оба фермента термостабильны, но фермент, выделенный из T. aquaticus, был более устойчив к прогреву. Так, указанный фермент, выделенный из Bac. stearothermophilus, инактивировался при 75 °С, а фермент, выделенный из клеток T. aquaticus УТ-1, был стабилен при 97 °С.

Ферменты гликолитического превращения глюкозы — фосфофруктокиназа и фосфоглюкомутаза — были выделены японскими исследователями из клеток экстремально-термофильной бактерии Flavobacterium thermophilus НВ-8. Эти ферменты термостабильны. Так, фосфофруктокиназа не инактивировалась в течение 1 *ч* при 80 °С, и за то же время потеря активности составила всего 10% при температуре прогрева, равной 90 °С. Фосфоглюкомутаза была стабильна при 85 °С. Такая высокая термоустойчивость этих ферментов — одно из характерных свойств экстремально-термофильных бактерий. Эти ферменты играют важную роль в регуляции углеводного обмена при высоких температурах.

Среди различных гидролитических ферментов, выделенных из термофильных микроорганизмов, развивающихся при 55—65 °С, наиболее изучена α-амилаза. Она не инактивируется после 24-часовой выдержки при 65—70 °С. Активность этого фермента утрачивалась на 29% от первоначальной лишь после суточной выдержки при 85 °С. Высокая термостабильность α-амилазы обусловлена повышенным содержанием ионов кальция в ее молекуле, а также повышенной стойкостью к агентам, разрушающим водородные связи. α-амилаза была выделена из облигатно-термофильной бактерии Bac. circulans 186 с оптимальной температурой развития 56 °С и термотолерантного штамма Bac. subtilis 110 с оптимальной температурой развития 50 °С. Наиболее высокой термостабильностью обладает α-амилаза облигатно-термофильного штамма Bac. circulans 186. Инкубация этого фермента при 65 °С в течение 5 *ч* приводит к снижению активности на 85%. Полная потеря активности в этих же условиях наблюдалась у α-амилазы, выделенной из мезофильной культуры Bac. subtilis.

Обнаружены различия в аминокислотном составе α-амилазы термофильных и мезофильных форм микробов. Содержание глютаминовой и аспарагиновой аминокислот в α-амилазах термофильных штаммов больше, чем в α-амилазах мезофилов. Как известно, эти аминокислоты могут легко связываться с ионами кальция.

Многие исследователи предполагают, что кальций стабилизирует вторичную и третичную структуру α-амилазы. Было установлено, что существует зависимость между оптимальной температурой роста бактерий и молекулярной массой выделенной из них α-амилазы. Так, α-амилаза, выделенная из Bac. circulans штамм 186, имеет молекулярный вес около 17 000; у α-амилазы, выделенной из Bac. subtilis штамм 110 (с пониженным температурным оптимумом развития), молекулярный вес оказался 28 000—30 000; α-амилаза, выделенная из различных форм мезофильных бактерий Bac. subtilis, имеет молекулярный вес 48 000—50 000.

В настоящее время интенсивно изучаются особенности термостабильной протеазы. Проводятся глубокие исследования по изучению структуры и физико-химических свойств этого фермента, выделенного из различных форм термофильных микроорганизмов.

Так, был выделен термофильный актиномицет Micromonospora vulgaris штамм 42, развивающийся при 53—55 °С и активно синтезирующий

протеазу. Изучены условия культивирования актиномицета и свойства протеолитических ферментов, которые он синтезирует. Выяснилось, что протеаза имеет четыре оптимума, в зависимости от pH раствора. Полученные в чистом виде препараты нейтральных протеаз из культуры актиномицета обладали повышенной термостабильностью и отличались от нейтральных протеаз, выделенных из мезофильных микроорганизмов, рядом физико-химических свойств и специфичностью действия. Из указанного препарата протеаз было выделено два гомогенных препарата, которые заметно отличались своими свойствами. Молекулярный вес одной из протеаз около 50 000, температурный оптимум роста 75 °C. Другая протеаза имела молекулярный вес около 30 000, температурный оптимум роста 62—65 °C. Наиболее высокой активностью обладала протеаза с молекулярным весом 50 000.

Многие свойства облигатно-термофильных микроорганизмов закреплены наследственно, и эти формы не могут существовать при перенесении их в обычные температурные условия.

Споры термофильных микроорганизмов обладают значительно большей термоустойчивостью, чем споры мезофильных форм. Предполагают, что повышенная устойчивость спор термофилов к высокой температуре объясняется увеличенным содержанием в них дипиколиновой кислоты, а также уменьшением отношения количества магния к кальцию. Отмечено увеличение содержания в спорах термофильной бактерии Bac. stearothermophilus липидов.

Термофильные бактерии широко распространены в природе. Их можно выделить из почвы, торфа, ила, воды, компоста, навоза и т. д. Но не всегда эти организмы развиваются в термофильных зонах. Однако наиболее интенсивное развитие термофилов наблюдается в местах, подвергающихся воздействию высоких температур. Особенно это касается бактерий, которые не способны развиваться при температуре ниже 40 °C. Эти бактерии называются облигатно-термофильными, имеют температурный оптимум роста 55—65 °C и выше.

В значительных количествах термофильные бактерии обнаруживаются в огородных и полевых почвах, куда они попадают в основном вместе с органическими удобрениями. Было показано, что в окультуренных почвах термофилов довольно много, а в необработанных почвах их почти нет. Эти наблюдения дали возможность использовать термофильные микроорганизмы в качестве показателей степени окультуренности почв. Однако термофильные микроорганизмы были обнаружены даже в почвах и водах Крайнего Севера.

По сравнению с почвой такие субстраты, как сточные воды, компост, навоз, самонагревающиеся торф и сено, содержат большее количество термофильных бактерий. Самонагревание сена и торфа, которое иногда приводит к пожару, в значительной мере обусловливается развитием термофилов. Наличие термофильных микроорганизмов в кишечном тракте и экскрементах животных и человека отмечено многими исследователями.

Интересно отметить, что такие продукты, как нефть и входящие в ее состав вещества, также могут усваиваться термофильными микроорганизмами.

Широко распространены термофильные сульфатвосстанавливающие бактерии, оптимальная температура роста которых достигает 55—60 °C. Известны также термофильные бактерии, окисляющие различные соединения серы до молекулярной серы и серной кислоты. Горячие источники, богатые сероводородом, изобилуют термофильными видами тионовых бактерий. Из Брагунских терм (Северный Кавказ) с температурой 89—90 °C выделена тиобактерия Thiobacillus thermophilica Imschenetskii. Оптимальная температура роста этой бактерии 55—60 °C, максимальная — около 80 °C, минимальная 40 °C.

С. И. Кузнецов в 1955 г. обнаружил, что в источниках Камчатки с температурой 90—98 °C развиваются термофильные бактерии. В 1967—1971 гг. американскими исследователями были выделены из субтермальных вод с температурой 85—89 °C бактерии, не образующие спор, которые не способны развиваться при температуре ниже 40—45 °C, они относятся к виду Thermus aquaticus. Температурный оптимум развития этих бактерий 70—80 °C.

Термофильные анаэробные бактерии рода Clostridium были обнаружены во всех обследованных пробах воды и почв, взятых в термальных зонах, а также в компостах.

ЭКСТРЕМАЛЬНО-ТЕРМОФИЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ

В последние годы американскими исследователями Т. Д. Броком и Х. Физом была описана новая группа бактерий — экстремальные термофилы, в которую вошли виды, способные развиваться при крайне высоких (экстремальных) температурах. Эти формы выделены из различных термальных источников, вода которых имела температуру 85—95 °C и слабощелочную реакцию.

Бактерии — неподвижные грамотрицательные палочки; оптимальная температура развития 70 °C. Они описаны как виды нового рода

термус (Thermus). Позднее подобные формы бактерий были найдены многими исследователями.

Как известно, при повышении температуры изменяется характер воздействия на клетку ряда физических и химических факторов. Так, при высокой температуре уменьшаются вязкость и увеличивается степень ионизации воды, уменьшается растворимость кислорода и других газов в водной среде, ускоряется течение химических реакций и т. д. Брок указывает, что в подобных условиях существования происходит эволюционная адаптация, при которой организм полностью зависит от определенного значения решающего фактора, летального (губительно действующего) на другие микроорганизмы.

По мере повышения температуры разнообразие обнаруживаемых групп различных микроорганизмов сужается. Первыми исчезают наиболее сложные по строению организмы. Высокие температуры хорошо переносят только бактерии.

В большинстве случаев при экстремальных условиях (в частности, при наиболее высоких температурах, 80—90 °С) существующие микроорганизмы приближаются к чистой культуре в местах обитания, т. е. к одному виду. Необходимо отметить, что в источниках с высокой температурой часто обнаруживаются наряду с указанными бактериями также и термофильные водоросли. Такие водоросли благодаря их способности фиксировать углекислый газ и молекулярный азот могут развиваться в воде горячих источников с низким содержанием органических веществ. По-видимому, углерод и азот органических соединений, содержащихся в водорослях, ассимилируется бактериями. Эта зависимость развития бактерий от контакта с водорослями может быть, по мнению Брока, настолько велика, что без водорослей в горячих источниках с низким содержанием органических веществ рост бактерий становился бы невозможным.

Способность неспорообразующих бактерий, обитающих в горячих источниках, существовать в природе при температуре от 40 до 93 °С и выше дает основание для выделения этих микроорганизмов в новую группу экстремально-термофильных бактерий. Сверхтермофильность этих бактерий по сравнению с облигатно-термофильными бациллами характеризуется более высокими температурными параметрами роста. Указанная группа экстремально-термофильных бактерий специфическая, что обусловлено местом обитания этих микроорганизмов.

Thermus aquaticus широко распространен в природе. Бактерии этого нового вида плохо развиваются при 55 °С, температурный минимум роста 42 °С, при 40 °С рост не отмечен. Оптимальная температура роста 70 °С, максимальная 79 °С. Эти бактерии являются облигатными аэробами. Оптимум pH роста 7,5—7,8. Культура имеет желтую или оранжевую окраску. Размер палочек 0,5 × 5—10 *мкм*.

При температурах выше и ниже оптимальной рост происходит при образовании длинных нитей.

Из различных горячих источников были выделены бактерии подобного вида, способные расти при 84 °С и даже при 91 °С; клетки их бледно-желтого цвета. Выделены также бактерии, не образующие пигмента; температурный диапазон развития их от 40 до 80 °С, оптимальная температура роста 69—71 °С.

СПОРООБРАЗУЮЩИЕ АЭРОБНЫЕ ТЕРМОФИЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ

Эти формы бактерий, как указывалось выше, широко распространены в природе. Многие мезофильные виды бацилл имеют своих аналогов среди термофилов.

В настоящее время известно всего лишь два самостоятельных вида термофильных спорообразующих бактерий — Bac. stearothermophilus и Bac. coagulans. Клетки Bac. stearothermophilus представлены на рисунке 189.

Процессы роста и размножения у термофильных микроорганизмов проходят с большей скоростью, чем у мезофильных форм микробов. У облигатно-термофильных бактерий, которые не способны развиваться при температурах ниже 37—40 °С и имеют оптимальную температуру роста 55—65 °С, весь цикл развития проходит за 5—8 *ч*.

Скорость роста мезофильных культур по сравнению со скоростью роста термофилов значительно ниже.

Продолжительность фазы интенсивного роста (лаг-фаза) облигатно-термофильных бакте-



Рис. 189. Термофильная бактерия Bac. stearothermophilus. Увел. × 3000.

рий чрезвычайно коротка. Продолжительность лаг-фазы термофильных микроорганизмов меньше, чем мезофильных. Так, у Вас. coagulans наименьшая продолжительность лаг-фазы равна 15 *мин* при 65 °С роста культуры и 20—25 *мин* при 55 °С.

Максимальное количество клеток, накапливаемое в культурах облигатно-термофильных бактерий, колеблется в пределах 10^9—$1{,}3 \cdot 10^9$ на 1 *мл* при 55—60 °С и снижается до $6 \cdot 10^8$—$8 \cdot 10^8$ при 65—70 °С.

ВЛИЯНИЕ АЭРАЦИИ И ПЕРЕМЕШИВАНИЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ АЭРОБНЫХ ТЕРМОФИЛЬНЫХ БАКТЕРИЙ

Одним из важнейших факторов, определяющих рост и развитие термофильных микроорганизмов, является скорость поступления кислорода и его концентрация в культуральной среде. Степень ограничения роста аэробных организмов при недостатке кислорода зависит от температуры выращивания. Растворимость кислорода в воде увеличивается с понижением температуры, поэтому рост микроорганизмов при более низких температурах не ограничивается содержанием кислорода в такой степени, как в случае инкубации при высоких температурах. Этим и объясняется тот факт, что общий урожай организмов, выращенных при низких температурах, часто оказывается выше, чем урожай микроорганизмов, выращенных при более высоких температурах, хотя скорость роста в последнем случае может быть больше.

Процессы метаболизма в клетках термофилов протекают с гораздо большей скоростью, чем в клетках мезофилов. Поэтому концентрация растворенного в среде кислорода может явиться фактором, лимитирующим рост термофильных микроорганизмов. Однако при культивировании термофильных микроорганизмов на богатых естественных средах в условиях интенсивной аэрации организмы могут и не испытывать недостатка в растворенном кислороде. Но при выращивании термофилов на синтетических средах количество растворенного кислорода начинает выступать в роли решающего фактора.

Очень интересны опыты Р. Дж. Доунея. Этот исследователь показал, что при повышенной температуре необходимо насыщение среды кислородом под давлением, равным 1 *атм*. В этих условиях растворимость кислорода увеличивается. Так, при 60 °С концентрация кислорода была равна 139 микромолям, это значение близко к концентрации кислорода в среде для развития мезофильных форм при обычных температурах (143—240 микромолей). Выращивая Вас. stearothermophilus на полноценной питательной среде с повышенным содержанием кислорода при 60 °С, Доунею удалось получить большую биомассу этих бактерий. Таким образом, выяснилось, что биомасса клеток является функцией концентрации кислорода в среде и максимальное ее количество достигается при растворении кислорода в среде под давлением, равным 1 *атм*. Дальнейшее увеличение концентрации кислорода замедляет рост бактерий.

Процесс дыхания у термофильных микроорганизмов осуществляется гораздо интенсивней, чем у мезофилов. В лаборатории Л. Г. Логиновой был отмечен интересный факт, ранее не описанный в литературе. При ускорении процесса дыхания с повышением температуры культивирования в клетках термофильных микроорганизмов заметно увеличивалось количество цитохромов. Особенно значительно оно возрастало в клетках облигатно-термофильных бактерий Вас. stearothermophilus, Вас. circulans, Вас. megaterium, Вас. brevis при температуре выращивания 65 °С. При этой температуре количество цитохромов возросло примерно в 2—2,5 раза по сравнению с их количеством в клетках бактерий, выращенных при температуре 55 °С.

Интересно отметить, что некоторое увеличение количества цитохромов при повышении температуры роста также наблюдалось и у мезофилов, но оно было значительно слабее, чем у термофильных форм микробов.

Потребность термофилов в питательных веществах зависит от температуры их роста. Л. Л. Кэмпбелл и Б. Пейс разделили по этому признаку термофильные спорообразующие бактерии на три группы. К первой группе относятся термофильные бактерии, потребность в питательных веществах которых не зависит от температуры. Бактерии второй группы нуждаются в дополнительном питании при повышении температуры выращивания, а третьей группы — при понижении температуры.

АНАЭРОБНЫЕ ТЕРМОФИЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ

Значительную часть спороносных термофильных бактерий составляют анаэробные виды. Известны облигатно-термофильные маслянокислые, целлюлозные, десульфурирующие и метанобразующие бактерии.

Термофильные целлюлозные бактерии. Этих бактерий обнаруживают обычно в компостах, разлагающихся растительных отбросах, илах и т. д. В таких субстратах эти бактерии наряду с термофильными целлюлозоразлагающими грибами и актиноми-

цетами находят благоприятные условия для своего развития. Когда температура поднимается до 60—65 °С, физиологическая активность грибов и актиномицетов резко снижается и разрушение клетчатки полностью осуществляется бактериями.

Развитие целлюлозных бактерий можно заметить сначала по газообразованию, затем по разрушению клетчатки (фильтровальной бумаги) и появлению желто-оранжевого пигмента.

Чистые культуры этих бактерий получить довольно трудно, и это удавалось немногим исследователям. Типичным мезофильным представителем является бактерия Bacillus omelianskii, названная в честь В. Л. Омелянского, впервые описавшего этот микроорганизм. В качестве типичного термофильного представителя можно назвать Clostridium thermocellulaseum. Описания мезофильных и термофильных видов указанных бактерий тождественны, поэтому А. А. Имшенецкий считает, что они представляют один вид. При этом термофилы могут рассматриваться как варианты мезофилов.

Морфологически целлюлозные бактерии представляют собой тонкие, прямые или слегка изогнутые палочки, часто с округлыми спорами на концах клеток. Палочки подвижны, жгутики расположены по всей поверхности клетки.

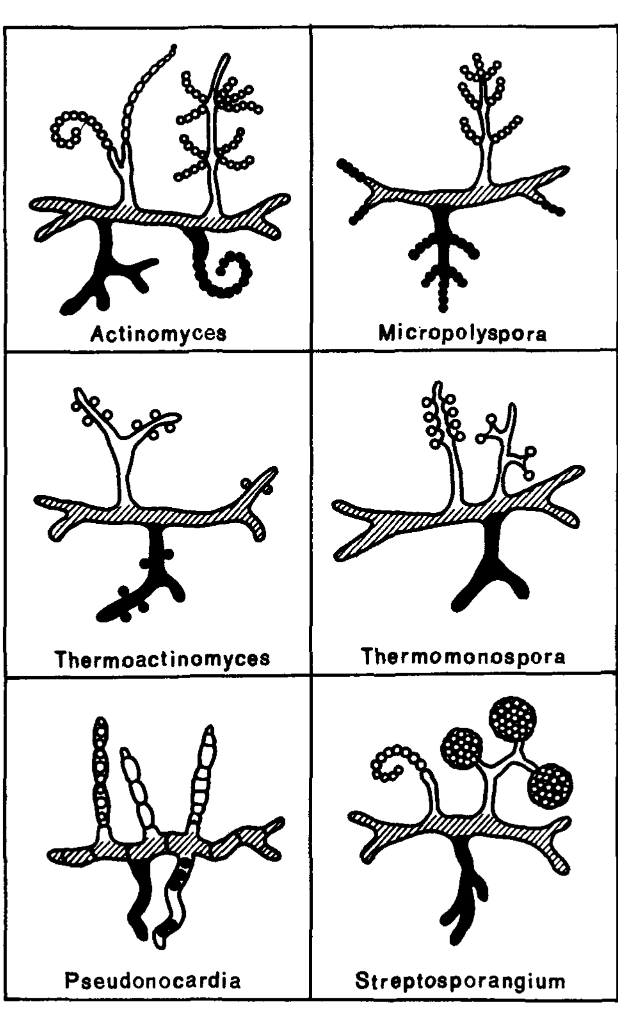
Продуктами обмена веществ анаэробных целлюлозных бактерий, выделяющимися в окружающую среду, являются водород, углекислый газ, этиловый спирт, глицерин, муравьиная, уксусная, молочная, янтарная, яблочная и фумаровая кислоты. Присутствуют также следы ацетальдегида, иногда — масляная кислота. Эти бактерии разлагают целлюлозу до низкомолекулярных углеводов, главным образом до целлобиозы и глюкозы. Гидролиз целлюлозы сопровождается появлением в среде фермента целлюлазы.

Термофильные метановые бактерии могут сопутствовать анаэробным целлюлозным бактериям или культивироваться совместно с ними. В начале этого века Ц. Коолхаасом впервые были описаны термофильные метановые бактерии с температурными границами развития 45—69 °С. Наиболее типичными видами являются Methanobacterium soehngenii и Methanobacillus omelianskii. Эти бактерии представляют собой тонкие, прямые или слегка изогнутые неспороносные палочки.

Термофильные десульфурирующие бактерии нередко сопутствуют термофильным целлюлозным бактериям. При высоких температурах восстановление сульфатов осуществляется бактерией Desulfotomaculum nigrificans, которая представляет собой палочки с округлыми концами, иногда чечевицевидные и вздутые, подвижные, перитрихи. Споры овальные, субтерминальные или терминальные.

ТЕРМОФИЛЬНЫЕ ЛУЧИСТЫЕ ГРИБКИ (АКТИНОМИЦЕТЫ)

К термофильным лучистым грибкам относятся актиномицеты различных систематических групп, обладающие способностью развиваться при высоких температурах (50—60 °С), независимо от температурного минимума их роста.



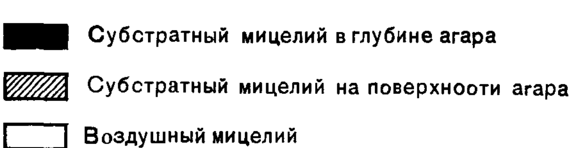


Рис. 190. Схематическое изображение вегетативного и спороносного мицелия различных родов термофильных актиномицетов.

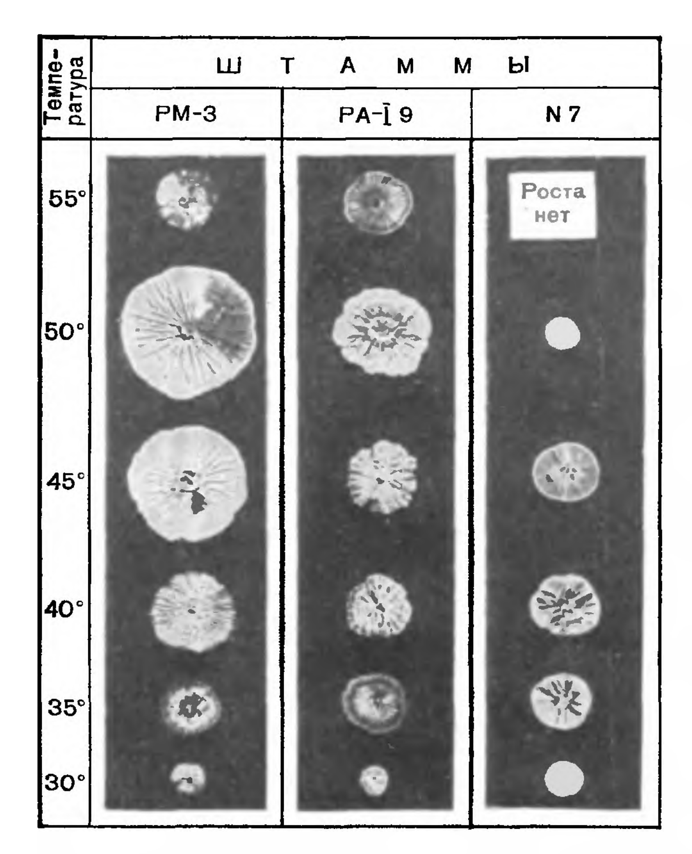


Рис. 191. Гигантские колонии различных актиномицетов при разных температурах. Уменьшено в 2,5 раза.

Среди них встречаются актиномицеты, способные расти при 60—70 °С. Лучистые грибки, развивающиеся при обычных температурах (25—30 °С), не растут при температуре 50 °С и выше.

Количественный учет термофильных актиномицетов в почвах и компостах был проведен В. Ваксманом с сотрудниками в 1939 г. Термофильные актиномицеты были обнаружены во всех почвах и во все сезоны года. Особенно много их в почвах, удобренных навозом (в среднем 200 000 на 1 *г* в весенних и летних пробах). Зимой термофильные актиномицеты составляли 10—15% от всей термофильной микрофлоры; весной и летом 70—90%. Количество термофильных лучистых грибков не зависит от географической закономерности, а определяется экологическими факторами, в частности типом почвы и степенью ее окультуренности.

Н. А. Красильников (1970) указывает, что в пределах одного семейства и рода (например, Micromonospora) могут быть как термофильные, так и мезофильные культуры; несмотря на довольно стойкий признак термофильности, видимо, нецелесообразно ориентироваться на него при характеристике родов или более крупных таксономических единиц.

Актиномицеты, способные развиваться при 40—60 °С, встречаются среди представителей различных родов, но чаще всего среди культур рода Micromonospora. Ранее признак термофильности отражали в некоторых родовых названиях актиномицетов, растущих при повышенных температурах (рис. 190). При идентификации термофильных актиномицетов используют, как обычно, культуральные признаки.

Большинство известных термофильных лучистых грибков быстро гидролизуют крахмал, свертывают и пептонизируют молоко, разжижают желатин и т. д., что свидетельствует о высокой ферментативной активности и может быть использовано в практике. Однако эти культуральные свойства лабильны и поэтому, с точки зрения многих исследователей, не могут быть основными критериями при определении вида.

Другие культуральные свойства, такие, как восстановление нитратов, образование сероводорода, в большей степени отражают физиологические особенности микроорганизма, более стабильны и, следовательно, играют существенную роль при идентификации вообще и термофильных актиномицетов в частности.

Для выделения термофильных актиномицетов разными авторами использовались разные методики. Выделение этих микроорганизмов хорошо удается на крахмальном агаре, крахмально-аммиачно-сульфатном агаре, а также мясо-пептонном агаре (МПА). Лучшим для этой цели оказался крахмально-аммиачно-сульфатный агар, на котором наблюдается слабый рост более требовательных к среде термофильных бактерий и, наоборот, хороший рост термофильных актиномицетов. Наиболее подходящая температура для выделения 55—60 °С.

Культивируют термофильные актиномицеты на самых различных средах.

Для получения хорошего роста и споруляции этих микроорганизмов обычно используют крахмал и неочищенную мальтозу. К. Е. Эриксон отмечает, что Micromonospora vulgaris хорошо растет при использовании следующих источников азота: пептона, триптона, гидролизата, казеина. Многие термофильные актиномицеты нуждаются в дополнительных компонентах среды, представляющих собой смеси аминокислот, витаминов, пуринов и пиримидинов.

Термофильные актиномицеты обладают большой скоростью роста. Их жизненный цикл проходит гораздо быстрее, чем у мезофильных штаммов. Термофильные актиномицеты образуют разветвленный мицелий из гиф, диаметр которых от 0,2 до 1 *мкм*. На твердых средах они растут в виде плоских колоний, достигающих 3—4 *см* в диаметре, а иногда и до 6—8 *см* (рис. 191), часто покрытых налетом,

состоящим из воздушных гиф со спорами. Термофильные актиномицеты образуют воздушный и субстратный мицелии. Гифы воздушного мицелия без спор термофильных лучистых грибков, как правило, белоснежно-белого цвета. Воздушный мицелий со спорами или сохраняет белый цвет, или приобретает темно-серый оттенок. Серо-зеленые, голубые и желтые штаммы встречаются реже.

У некоторых термофильных актиномицетов в процессе развития изменяется цвет колоний на агаре от белоснежно-белого до желтого, грязно-зеленоватого, коричневого, красноватого и даже черного. Многие представители термофильных лучистых грибков образуют растворимый пигмент, который проникает в среду и окрашивает ее в яркие цвета.

Разные исследователи описывают наличие у термофильных актиномицетов прямых или спирально закрученных спороносцев (рис. 192). Имеются также формы с одиночными, парными спорами и спорами в виде цепочек, образованных на коротких веточках вегетативного воздушного мицелия. Споры всех термофильных актиномицетов круглые или эллипсоидальные (рис. 192) диаметром от 0,6 до 1,4 *мкм*. В них обнаружена дипиколиновая кислота, а также кальций и в меньшей степени магний, которые, как известно, обусловливают высокую термоустойчивость спор бактерий.

Изучение тонкого строения спор ряда актиномицетов позволило исследователям сделать вывод, что некоторые термофильные актиномицеты образуют споры, близкие по строению к спорам бактерий родов Bacillus и Clostridium.

Обмен веществ у термофильных микроорганизмов происходит более интенсивно, чем у мезофильных. Об этом свидетельствуют экспериментальные данные о более высокой ферментативной активности термофилов и о повышенном количественном содержании в клетках термофильных микроорганизмов некоторых ферментов.

Так, при изучении цитохромов в клетках мезофильных и термофильных представителей различных родов актиномицетов было обнаружено, что у некоторых термофильных актиномицетов (Thermoactinomyces sp., Actinobifida dichotomica, Mycropolyspora sp.) оказалось больше цитохромов типов *c* и *a*; очевидно, некоторые участки цепи переноса электронов (в частности, цитохромная система) термофильных штаммов могут значительно отличаться от таковых у мезофильных форм.

Нередки случаи, когда термофильные актиномицеты способны образовывать в больших количествах экзоферменты, действующие на различные субстраты, что может быть использовано в практике. Так, выделен термофильный

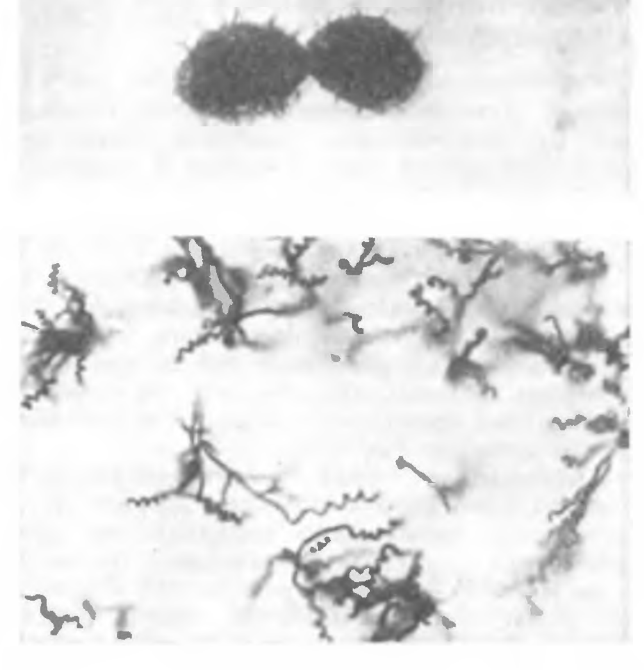


Рис. 192. Термофильный актиномицет Actinomyces diastaticus, штамм 7. В в е р х у — споры с шиповидной поверхностью (увел. × 10 000); в н и з у — форма спороносцев (увел. × 900).

актиномицет Act. diastaticus штамм 7 (рис. 192), образующий целлюлозолитические и гемицеллюлозолитические ферменты. Однако образование подобных экзоферментов не является свойством, специфическим для термофилов.

С целью выяснения биохимических особенностей термофильных актиномицетов многие исследователи изучали состав нуклеотидов ДНК как термофильных, так и мезофильных видов. Результаты исследований дают возможность полагать, что термофильные актиномицеты содержат сравнительно меньше ГЦ (гуанин + цитозин) в составе ДНК, чем мезофильные штаммы. Этот вопрос требует дальнейших исследований. В биомассе актиномицетов, выросших при высокой температуре (55—57 °С), содержится в 2 раза больше свободных нуклеотидов; количество нуклеиновых кислот, наоборот, падает. Свободные нуклеотиды, видимо, играют более значительную роль в интенсификации обмена веществ у термофилов по сравнению с мезофильными микроорганизмами.

Есть данные о том, что термофильные штаммы рода Actinomyces не чувствительны к фагам, активным против мезофильных штаммов того же рода, хотя существенных биохимических различий в составе клеточных стенок у мезофильных и термофильных актиномицетов не обнаружено.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ТЕРМОФИЛЬНЫХ БАКТЕРИЙ И АКТИНОМИЦЕТОВ

Термофильные бактерии используют для получения микробной биомассы, очистки сточных вод. Ценными являются продукты обмена веществ термофилов, выделяющиеся в окружающую среду. Эти микроорганизмы продуцируют такие физиологически активные вещества, как антибиотики, витамины, ферменты.

Обычно для получения микробной биомассы используют термотолерантные дрожжи. Их выращивают на средах, содержащих углеводы (сусловые среды), некоторые спирты или углеводороды нормального строения (н-алканы). В последнее время для этих целей применяют и термофильные бактерии.

Выросшая микробная биомасса вполне полноценна в пищевом отношении: содержит 40—60% белка, незаменимые аминокислоты, разнообразные витамины. Высушенная биомасса (в виде муки) — белково-витаминный концентрат (БВК) — в небольшом количестве добавляется к пищевому рациону животных.

Продукты обмена веществ термофильных бактерий нашли широкое применение в промышленности. Так, молочнокислые бактерии Bact. delbrückii используются как активные кислотообразователи. Еще в 1923 г. В. М. Шапошникову и А. Я. Мантейфель удалось наладить производство молочной кислоты с помощью термофильных бактерий. Ряд термофильных молочнокислых бактерий применяется в молочной промышленности для получения высококачественного творога.

Из различных физиологически активных веществ, продуцируемых термофильными микроорганизмами и используемых в практике, огромное значение имеют ферменты.

Список ферментов, продуцируемых термофильными микроорганизмами и применяемых в промышленности, очень обширен.

Так, в текстильной промышленности А. А. Имшенецким с сотрудниками была применена амилаза. Этот фермент образовывала термофильная бактерия Bac. diastaticus. Амилаза используется и в спиртовой промышленности для размягчения зерновых и картофельных сред при высоких температурах.

Протеазы применяют для переработки сырья животного происхождения (обезволашивания кожи, получения клея и т. д.). Выделены и изучены термофильные актиномицеты, активно образующие протеолитические и амилолитические ферменты, комплекс целлюлозо- и гемицеллюлозолитических ферментов.

Для получения целлюлолитических ферментов пытались использовать термофильные анаэробные бактерии и актиномицеты. С помощью целлюлолитических ферментов можно повысить питательную ценность грубых кормов для животных, осахаривать сульфатную целлюлозу до глюкозы, получая таким образом из непищевого сырья ценный питательный продукт. Эти ферменты способны расщеплять полисахариды одревесневших растительных материалов (шелуха злаковых культур, подсолнечная лузга) до сахаров (глюкозы и ксилозы). Следовательно, открывается возможность замены кислотного гидролиза древесины и различных отходов ферментативным гидролизом. При этом полностью ликвидируются расход минеральных кислот и необходимость применения высоких температур и давлений при превращении целлюлозы в сахара.

Чешские ученые используют термофильные грибы и актиномицеты, которые продуцируют разлагающие целлюлозу ферменты, для воздействия на различные субстраты.

Л. Г. Логиновой выделен термофильный актиномицет Micromonospora vulgaris штамм РА-П4, образующий комплекс литических ферментов. Эти ферменты разрушают клеточные стенки различных бактерий и дрожжей (мертвых и живых). Литические ферменты могут найти применение в различных областях народного хозяйства: в повышении усвояемости и питательной ценности кормовой микробной биомассы, в борьбе с бактериальными инфекциями человека и животных и в других областях.

Термофильные бактерии издавна применяются для очистки сточных вод. Интерес к метановому брожению резко возрос, когда была обнаружена способность бактерий продуцировать витамин B_{12}. В. Н. Букин показал возможность получения этого ценного витамина при сбраживании термофильными метановыми бактериями ацетоно-бутиловой барды. Одновременно может быть собран выделяющийся при этом метан (10—20 $м^3$ на 1 $м^3$ сброженной жидкости).

Термофильные микроорганизмы играют существенную роль в круговороте веществ в природе: в разрушении нефтей и озокеритов, превращениях серы и других процессах.

В ряде промышленных производств термофильные бактерии могут приносить и существенный вред: вызывают заражение сусла на пивоваренных заводах, порчу консервов (особенно анаэробные бактерии), сгущенного стерилизованного молока, сахарных сиропов. Поэтому необходимы надежные методы стерилизации.

Как для культивирования полезных форм термофильных бактерий, так и для методов борьбы с вредными для определенных процессов видами необходимо вести глубокое изучение морфологических, физиологических и биохимических особенностей этих микроорганизмов.

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ БАКТЕРИЙ

Бактерии способны осуществлять процессы, приводящие к разрушению или образованию месторождений полезных ископаемых, минералов и горных пород, а также к миграции отдельных элементов. Изучение этих процессов важно для наших теоретических представлений о круговороте элементов на Земле. Кроме того, многие микробиологические процессы имеют значение для добычи полезных ископаемых.

На большую роль микроорганизмов в перемещении, концентрации и рассеянии химических элементов в биосфере указывал В. И. Вернадский.

Благодаря трудам С. И. Виноградского, М. Бейеринка, А. Клюйвера, Ван-Ниля, Б. Л. Исаченко была выяснена роль бактерий в круговороте азота, серы и некоторых других элементов.

В круговороте углерода участвуют разные группы бактерий; в перемещении, концентрации химических элементов в месторождениях полезных ископаемых (таких, как сера или сульфидные руды) основное значение имеют автотрофные бактерии; большую роль в образовании сульфидов на нефтяных месторождениях играют сульфатредуцирующие бактерии.

Бактерии ускоряют образование зоны окисления на сульфидных месторождениях. Окислительные процессы, которые ведут микроорганизмы на серных месторождениях, могут привести к потерям тысяч тонн руды. Образование сероводорода на нефтяных месторождениях вызывает коррозию нефтяного оборудования и портит качество нефти и горючего газа. О масштабах, каких может достигнуть деятельность микроорганизмов в природе, говорит, например, тот факт, что только в реку Огайо в США за 1932 г. поступило 3 млн. *т* серной кислоты. А по мнению исследователей, около $^3/_4$ серной кислоты, образующейся в угольных шахтах, имеет биологическое происхождение.

РОЛЬ БАКТЕРИЙ В ВЫВЕТРИВАНИИ ГОРНЫХ ПОРОД

В природе широко распространены гетеротрофные микроорганизмы, которые воздействуют на минералы и горные породы.

Распространение различных сапрофитных групп бактерий изучал Н. А. Красильников, который установил, что поверхность базальтов и туфов в горах Армении покрыта продуктами выветривания до глубины около 5 *мм*. Количество сапрофитов, принимающих, вероятно, участие в процессе выветривания, исчислялось сотнями тысяч на 1 *г* и снижалось по мере углубления слоя.

Скалы Северной Шотландии, по данным Д. М. Вебли, богаты лишайниками, грибами и бактериями, 70—96% которых могут растворять силикаты.

Микроорганизмы действуют на силикаты и алюмосиликаты, образуя кислые или щелочные метаболитические продукты. Некоторые бактерии и водоросли выделяют слизи, которые способны образовывать комплексные соединения с рядом элементов.

Вебли, добавляя в культуры псевдомонад нерастворимые силикаты, заметил, что кристаллическая решетка силикатов к концу

опыта разрушалась. Вероятно, этот процесс происходит в результате образования кетоглюконовой кислоты.

Из органических кислот заметным действием на силикаты обладают также щавелевая и лимонная, а из щелочных продуктов — фенолы. Например, фенолы микробного происхождения способны образовывать комплекс с кремнием.

Бактерии, разрушающие горные породы, используют добываемый ими из силикатов калий для питания. Показано, что псевдомонады растут в присутствии нефелина на среде без калия и натрия, извлекая эти вещества из минерала. Нефелин при этом разрушается.

Из приведенных примеров видно, что даже такие стойкие минералы, как силикаты, могут разрушаться микроорганизмами.

РОЛЬ БАКТЕРИЙ В ПРЕОБРАЗОВАНИИ И РАЗРУШЕНИИ НЕФТИ

В настоящее время существуют две теории о происхождении нефти — органическая и минеральная. Хотя большинство исследователей придерживается органической теории, она все еще остается гипотетической, поскольку в современных условиях не удалось воспроизвести процесс образования нефти.

Образование нефтяной залежи связано с тем, что нефть вместе с водой мигрирует из нефтеобразующего пласта и скапливается в антиклиналях (складках, обращенных изгибом вверх), где может происходить запечатывание залежи. В этом процессе участвуют и микроорганизмы.

Сульфатредуцирующие бактерии, используя органические вещества нефти, предварительно преобразованные аэробной микрофлорой, образуют сероводород, который, реагируя с кальцием, образует CaS, затем в результате реакции с угольной кислотой образуется вторичный кальцит $CaCO_3$. Вторичный кальцит запечатывает нефтяную залежь. Микрофлора в запечатанной залежи очень бедна или вообще отсутствует, и в таком виде нефтяная залежь не подвергается воздействию микроорганизмов.

При контакте нефти с пластовыми водами начинается процесс разрушения ее микроорганизмами. Особенно энергично этот процесс протекает при закачке воды в пласт, когда нарушаются анаэробные условия. В первую очередь распаду подвергаются более легкие фракции нефти. Распад нефти часто сопровождается выделением горючих газов. При длительной эксплуатации месторождения процессы окисления нефти усиливаются, так как количество бактерий в пластовых водах увеличивается.

Пластовые воды многих нефтяных залежей содержат сульфаты и сероводород. Биологическое происхождение сероводорода было окончательно доказано с помощью метода меченых атомов. Было показано, что химического восстановления сульфатов в пластовых водах не происходит; количество сероводорода, образованного бактериями, может достигать 5 *мг/л* пластовой воды в сутки.

С месторождениями нефти часто связаны месторождения горючих газов. Диффундируя по трещинам, газы могут достигать земной поверхности, где происходит их окисление. Окисление метана идет до углекислоты. При этом выделяется большое количество свободной энергии, которую некоторые микроорганизмы, вероятно, могут использовать для фиксации продуктов окисления метана. Изучение распространения метан- и пропанокисляющих бактерий было положено Г. А. Могилевским в основу микробиологического метода поиска нефти и газа. Громадные количества газа ежегодно поступают в верхние почвенные горизонты, где они окисляются бактериями.

Особенно интенсивное образование сероводорода происходит при закачке в нефтяной пласт богатой сульфатами морской воды. Большие количества сероводорода вызывают коррозию нефтяного оборудования. Сульфатредуцирующие бактерии также ускоряют процесс электрохимической коррозии, окисляя выделяющийся на катодных участках металла водород.

Бактериальное потребление водорода вызывает нарушение ионного равновесия воды. Гидроксильные ионы также вызывают коррозию. Образование сплошного слоя сульфида железа на металле приостанавливает коррозию. Сульфатредуцирующие бактерии в анаэробных условиях вызывают коррозию любого металлического оборудования. Например, ежегодный ущерб от коррозии трубопроводов в Англии составляет 10 млн. фунтов стерлингов, и половину убытков относят за счет деятельности сульфатредуцирующих бактерий.

Вторичная отдача нефти может быть увеличена за счет выделения бактериями кислот (в частности, углекислоты), которые увеличивают поры известняковых коллекторов за счет образования газов. Газы, растворяясь в нефти, увеличивают ее подвижность. Таким образом, бактерии принимают активное участие в окислении и преобразовании нефтяных и газовых месторождений.

Для уничтожения сульфатредуцирующих бактерий была проведена закачка в пласт формалина, которая дала положительные результаты. Подобные опыты говорят о возможности вмешательства человека в деятельность микроорганизмов и возможности регулирования микробиологических процессов в природе.

РОЛЬ БАКТЕРИЙ В ОБРАЗОВАНИИ ТОРФА И УГЛЯ

По данным микробиологических анализов торфа, в поверхностном слое число бактерий достигает 700 млн. в 1 *г* сырого торфа, на глубине 25—50 *см* — до 25 млн.

Хорошая аэрация, наличие доступных органических веществ и высокая температура способствуют быстрому превращению растительного материала в торф. Высокое содержание лигнина и гуминовых кислот характерно как для торфа, так и для бурых и каменных углей. Для торфа исходным материалом являются мхи и другая болотная растительность, для бурых углей — остатки болотного кипариса и родственных ему пород. Основное образование каменных углей происходило в каменноугольном и пермском периодах, когда господствовали папоротникообразные растения.

Согласно В. О. Таусону, образование углей и торфа происходит в две стадии.

Первая стадия — период быстрого разложения нестойких веществ растительных остатков и накопление устойчивых соединений типа лигнина, кутина и др. — проходит под действием микроорганизмов. Вторая — период медленного превращения этих соединений в еще более стойкие продукты, например превращение легкорастворимых в щелочах гуминовых кислот в совершенно нерастворимые вещества каменных углей. Вторая фаза проходит в анаэробных условиях. В формировании каменных углей в этот период микроорганизмы участия не принимают.

РОЛЬ БАКТЕРИЙ В ОБРАЗОВАНИИ И РАЗРУШЕНИИ САМОРОДНОЙ СЕРЫ

Биогенной теории образования серы придерживался В. И. Вернадский, указывая, что накопление серы происходит в местах, где обитают серобактерии. Более полно гипотеза биогенного образования месторождений серы была разработана Б. Л. Исаченко.

Исследования М. В. Иванова, проведенные в Шор-Су, подтвердили предположение, что процесс образования серы в этом месторождении продолжается и сейчас. Было показано, что в результате деятельности сульфатредуцирующих и тионовых бактерий типа Thiobacillus thioparus в сутки на месторождении откладывается около 170 *г* серы. Процесс образования самородной серы происходит условиях постоянного подтока сероводородных вод. Низкий окислительно-восстановительный потенциал этих вод и присутствие сероводорода предохраняют серу от дальнейшего окисления. Если вследствие колебания уровня сероводородных вод отдельные участки месторождения выходят из-под их защиты, начинается процесс окисления серы. Как показало микробиологическое обследование сероносных пород Шор-Су, основную роль в окислении серы играют Th. thiooxidans. Количество этих бактерий в отдельных образцах достигает 100 000 клеток в 1 *г*.

Шор-Су относится к эпигенетическим месторождениям серы, т. е. к таким, где отложения серы образовались позднее вмещающих их горных пород. Сингенетические месторождения, в которых сера отлагалась одновременно со вмещающими породами, очевидно, произошли в результате диагенеза (процесса превращения осадков в горные породы) осадков древних водоемов, в которых шла сульфатредукция. Сингенетическое отложение серы в современных водоемах наблюдать не удалось.

Примером крупного сингенетического серного месторождения является группа предкарпатских месторождений.

Для выяснения происхождения предкарпатских серных месторождений большое значение имели данные по распределению стабильных изотопов серы и углерода в различных породах. Исследования изотопного состава пород доказали роль сульфатредуцирующих бактерий в восстановлении сульфатов в древнем водоеме.

Основную роль в окислении сероводорода, вероятно, играли тионовые бактерии. Окрашенные серобактерии могли развиваться лишь в мелководных водоемах, куда проникало достаточно света, и при относительно невысокой концентрации сероводорода. Бесцветные серобактерии также развиваются при незначительном содержании сероводорода.

Жизнедеятельность бактерий могла привести к формированию значительных серных месторождений лишь при наличии большого количества органических веществ, поступающих в водоем извне или образующихся в результате деятельности фитопланктона, а также при отсутствии большого поступления терригенного материала (обломков, принесенных с суши), который путем разбавления мог уменьшить содержание серы.

Процесс окисления серы весьма широко распространен на эпигенетических месторождениях в Туркмении, Шор-Су, Гаурдаке, Каракумах. Поскольку процесс серообразования на этих месторождениях связан с окислением сероводорода в зоне смешения поверхностных и глубинных вод, то даже при небольшом понижении уровня сероводородных вод начинают развиваться окислительные процессы. Окислению способствует значительная пористость серных руд и то, что сера часто располагается

по трещинам и стенкам каверн. В аэробных условиях кислородсодержащие воды и микрофлора контактируют с серной рудой. Расположение серы в открытых структурах в пористых вмещающих породах, по мнению М. В. Иванова, приводит к недолговечности месторождений эпигенетического типа.

Сингенетические месторождения расположены обычно в породах горизонтального залегания, перекрывающегося глинистыми или гипсовыми отложениями. Окисление в этих месторождениях происходит при двух условиях: при осушении рудной залежи, так как в обводненных участках обычно идет бактериальная сульфатредукция и сохраняются анаэробные условия, и при размыве покрывающих отложений (поверхностные воды получают доступ к сероносным породам).

На Роздольском месторождении, как показали исследования геологов, процессы окисления проходили в четвертичный период. Затем в результате изменения уровня подземных вод в сероносных породах вновь стали протекать реакции восстановления. В такой среде породы находились до тех пор, пока вновь не началась промышленная разработка месторождения.

Таким образом, сингенетические месторождения серы при благоприятных геологических и гидрогеологических условиях могут сохраняться в течение длительного времени.

Изучение распространения тионовых бактерий, их физиологии и лабораторные опыты по окислению серной руды показали, что процесс окисления ведут две группы бактерий. При залегании месторождения в карбонатах окисление серной руды начинает Th. thioparus, некоторые расы которой имеют оптимальный pH 9,0.

Деятельность Th. thioparus приводит к образованию серной кислоты и снижению pH до 4. Такая реакция среды благоприятна для развития Th. thiooxidans. Количество Th. thioparus с повышением кислотности начинает падать и pH снижается до 0,5. В лабораторных опытах с серной рудой и культурой Th. thiooxidans произошло снижение pH до 0,15, но при этом вся микрофлора погибла.

Окислительная деятельность тионовых бактерий на серных месторождениях приносит большой вред — сотни и тысячи тонн руды становятся непригодными для дальнейшего обогащения на фабриках. При разработке серных месторождений нужно постепенно понижать уровень сероводородных вод, не обнажая на долгое время серусодержащие породы.

Микробиологические процессы окисления протекают и на складах руды. Они сопровождаются разогревом руды, что, в свою очередь, ускоряет химическое и биологическое окисление. Поэтому долгое хранение на складах ухудшает качество руды, затрудняет ее выплавку. Быстрая переработка руды — один из способов уменьшения потерь от микробиологического окисления серы.

РОЛЬ БАКТЕРИЙ В ОБРАЗОВАНИИ И РАЗРУШЕНИИ МЕСТОРОЖДЕНИЙ СУЛЬФИДНЫХ РУД

Большинство месторождений сульфидных руд образовалось путем отложения сульфидов металлов из горячих водных растворов, выделившихся из магмы. Но существует целый ряд месторождений другого происхождения. Эти месторождения обычно занимают большую площадь и ассоциируются с осадочными породами. Существует предположение, что в процессе осаждения сульфидов из металлоносных растворов при образовании стратифицированных месторождений принимали участие сульфатредуцирующие бактерии.

Впервые гипотезу о роли сульфатредуцирующих бактерий в образовании сульфидных руд выдвинул в 1926 г. Е. Бастин. К тому времени сульфатредуцирующие бактерии уже были обнаружены в водах, связанных с нефтяными месторождениями. Когда эти воды, сероводород которых имеет биогенное происхождение, вступают в контакт с растворами, несущими металлы, последние осаждаются в виде сульфидов. Металлы попадают в эти растворы из магмы и выносятся глубинными водами. Таким путем могут образоваться как сингенетические, так и эпигенетические месторождения. В условиях обычных температур и давления сероводород без деятельности бактерий не образуется. Как показали опыты Х. Тиля, осаждение сульфидов не происходило под действием угля, битуминозных сланцев, асфальта, метана, ацетилена и водорода. Восстановление сульфатов — процесс, требующий затраты энергии, и бактерии используют в этом процессе энергию, полученную от окисления органического вещества.

При выдвижении своей гипотезы биогенного образования осадочных месторождений в качестве доказательства Бастин привел тот факт, что многие руды штатов Миссури, Канзаса и Оклахомы ассоциируются с тяжелыми нефтями и битумами.

Металлы из руд сульфидного месторождения, ассоциирующегося с нефтяной залежью, в результате окисления переходили в раствор и выносились к флангам месторождения, где имелись сероводородные воды, содержащие сульфатредуцирующих бактерий. Под действием сероводорода металлы, перешедшие в раствор, вновь осаждались. Таким образом, про-

исходило вторичное обогащение месторождения, на этот раз не на глубине, как обычно, а на флангах.

По мнению А. И. Германова (1961), подобным примером формирования эпигенетического сульфидного оруденения в нефтеносной структуре могут служить медистые песчаники Науката в Фергане.

В отношении образования вторичных сульфидов интересно колчеданное месторождение Худес, приуроченное к вулканогенно-осадочным образованиям Передового хребта Большого Кавказа.

На месторождении протекают как химические, так и бактериальные окислительные процессы, в результате которых образуются кислые купоросные воды. Кроме того, имеются сероводородные воды, содержащие до 10 тыс. клеток сульфатредуцирующих бактерий в 1 *мл*. Вероятно, здесь происходит современное образование сероводорода.

При встрече кислых вод, несущих металлы, с сероводородными происходит образование вторичных сульфидов, что приводит к вторичной концентрации металлов на месторождении.

Сульфатредуцирующие бактерии присутствуют во многих месторождениях сульфидных руд. Особенно широко они распространены в Джезказгане. Лабораторные опыты показали способность бактерий образовывать сероводород за счет битумов, имеющихся в месторождении.

Многие авторы ставили модельные опыты по образованию сульфидов под действием биогенного сероводорода. Л. Г. Бас-Бекинг и Д. Мор получили биологическим путем ковеллин, дигенит, аргентит, сфалерит, галенит. Эти минералы были получены из карбонатов или хлоридов соответствующих металлов за счет восстановления сульфатов бактериями при развитии на среде с искусственной морской водой в атмосфере водорода или с добавкой лактата кальция. Л. П. Миллер в своих опытах получил сульфиды сурьмы, висмута, кадмия, кобальта, никеля, свинца, железа и цинка под действием биогенного сероводорода и высказал мнение о возможном бактериальном происхождении некоторых сульфидных руд. Рентгенограммы полученных сульфидов соответствовали рентгенограммам природных минералов.

Если в осаждении сульфидов основная роль принадлежит сульфатредуцирующим бактериям, то в окислении сульфидных руд принимают участие тионовые бактерии, среди которых основную роль играет Th. ferrooxidans, который был выделен в 1947 г. А. Колмером и М. Хинклем из кислых вод угольных шахт. В отличие от остальных автотрофов, получающих энергию от какого-нибудь одного источника, Th. ferrooxidans способен использовать закисные соединения и серы, и железа. Этой способностью обусловлена двойная роль этого организма в окислении руд. Во-первых, Th. ferrooxidans окисляет практически все известные сульфиды (исключением, возможно, является киноварь), переводя большинство металлов в раствор. Во-вторых, окисляя железо, этот организм способствует образованию сульфата окиси железа; это соединение, в свою очередь, служит мощным окислителем сульфидов. По мнению С. С. Смирнова, это вещество может рассматриваться как один из важнейших факторов в процессе переработки сульфидов в качестве поставщика кислорода в различные горизонты зоны окисления, в том числе в наиболее глубокие. Окисление сульфидов под действием этого соединения протекает следующим образом:

$$Fe_2(SO_4)_3 + RS \rightarrow 2FeSO_4 + RSO_4$$

R — какой-нибудь металл. Th. ferrooxidans широко распространен в рудных месторождениях. В СССР этот организм был обнаружен на медно-никелевых месторождениях Кольского п-ова, Армении и Средней Азии, в Казахстане и других местах СССР. Также имеются сведения о его широком распространении в США, Канаде, Мексике, Испании и на юге Африки.

Геологическая деятельность Th. ferrooxidans в различных месторождениях зависит от ряда условий, прежде всего от состава руд. Хотя эти бактерии окисляют практически все сульфиды, их развитию способствует наличие пирита в месторождении, так как пирит является дисульфидом, и при его окислении образуется большое количество серной кислоты. В связи с тем что для развития бактерий нужна кислая среда, большое значение имеет состав вмещающих пород. Если они состоят из карбонатов, которые реагируют с кислотой и создают щелочную среду, Th. ferrooxidans обычно распространяется не очень широко. Массивные руды предпочтительнее для бактерий, чем мелковкрапленные. Но важно, чтобы руды были трещиноватыми, так как в этом случае они обладают большей поверхностью и более доступны для бактерий. Отсутствие кислорода в подземных водах часто является фактором, лимитирующим бактериальное окисление. Поэтому при промышленной разработке месторождения, когда увеличивается приток кислорода, окислительная деятельность бактерий усиливается.

Имеет значение и климатическая зона, в которой расположено месторождение. При высоких температурах в теплом климате окисление протекает быстрее, чем в условиях поляр-

ного климата. Хотя возможно, что среди Th. ferrooxidans встречаются психрофильные расы, все же процесс окисления у них протекает медленнее, чем у обычных рас при более высокой температуре.

Количество Th. ferrooxidans в рудничных водах колеблется от единиц (в Джезказганском месторождении) до десятков и сотен тысяч в 1 *мл* воды (в Дегтярском медноколчеданном месторождении на Среднем Урале).

По классификации С. С. Смирнова, сульфидные минералы по степени их устойчивости к химическому окислению располагаются следующим образом: пирротин, сфалерит, халькозин — наиболее легко разлагаемые; пирит, галенит и энаргит — трудно разлагаемые; остальные занимают промежуточное положение. Способность бактерий легко окислять различные сульфиды не всегда соответствует легкости их химического окисления. Так, сфалерит, отнесенный С. С. Смирновым к легко окисляемым сульфидам, более устойчив к микробному воздействию, чем галенит, который считается трудно разлагаемым сульфидом.

Марматит — сульфид цинка, содержащий железо,— окисляется быстрее, чем сфалерит, вероятно, потому, что в нем подвергаются окислению и железо, и сера. Скорость бактериального окисления зависит от размера частиц и степени кристаллизации минерала. Марказит — дисульфид железа, обладающий ромбической структурой,— легче окисляется бактериями, чем пирит, имеющий кубическое строение. Это зависит, вероятно, от прочности кристаллической решетки. Согласно К. Темплю и Е. Дельхэмпсу, процесс окисления пирита проходит несколько стадий. Этот процесс может протекать и химическим путем, но бактерии значительно ускоряют его.

При окислении пирита резко повышается кислотность окружающей среды, что часто приводит к нежелательным последствиям. Высокая кислотность ведет к быстрой коррозии оборудования шахт. Например, в некоторых шахтах чугунные задвижки выходили из строя через 2—3 дня, через 1—2 месяца приходили в негодность подъемные канаты, а рельсовые пути становились непригодными через 2—3 месяца.

Например, при сооружении Киевского метрополитена строители проходили пласт песчаных плывунов, содержащий пирит, кессонным методом. Использование сжатого воздуха при кессонных работах привело к быстрому окислению пирита, количество Th. ferrooxidans при этом возросло, повысилась кислотность воды и началась коррозия железобетонного туннеля метро. Окислительный процесс удалось приостановить через несколько месяцев после прекращения подачи воздуха.

Th. ferrooxidans быстро окисляет такие сульфиды, как антимонит (до трехокиси сурьмы) и галенит (до англезита). В данном случае наблюдается образование новых минералов под действием бактерий. Рентгеноструктурный анализ новообразования, возникающего при окислении антимонита, показал, что образовался сенармонтит — минерал, обладающий кубической структурой, который образуется в природе в зоне окисления сурьмяных месторождений.

БАКТЕРИАЛЬНОЕ ВЫЩЕЛАЧИВАНИЕ РУД

Способность Th. ferrooxidans окислять сульфиды нашла практическое применение для бактериального выщелачивания бедных руд. В настоящее время этот процесс используется в основном для обогащения медных руд с настолько низким содержанием меди, что их неэкономично обрабатывать обычным способом. Роль бактерий в этом процессе была выяснена недавно. В 1958 г. одной американской фирмой был запатентован способ бактериальной регенерации сернокислого окисного железа, выщелачивания меди и цинка из бедных руд, а также метод биологического обогащения молибденовых, железохромовых и железотитановых концентратов путем освобождения их от железа.

В настоящее время во многих странах микроорганизмы применяются для промышленного получения меди, урана и других металлов.

Бактериальное выщелачивание руд делится на кучное и чановое. Проводится кучное выщелачивание отвалов, которые складывают на подготовленной цементированной площадке. Крупные куски руды чередуют с мелкими, предусматривают вентиляционные ходы. Отвалы периодически орошают кислыми бактериальными растворами. Медь в результате окисления переходит в воду в виде медного купороса, затем ее выделяют из водного раствора. Чановое выщелачивание экономично проводить для более дорогого сырья, например для обогащения концентратов. При этом способе выщелачивания часто образуются высокие концентрации металлов, поэтому целесообразно применять культуры бактерий, предварительно приученные к высоким концентрациям меди, мышьяка и других элементов. Так, при чановом выщелачивании успешно протекает процесс освобождения оловянных и золотых концентратов от мышьяка. В этих концентратах мышьяк присутствует в основном в виде арсенопирита — сульфида, легко окисляемого Th. ferrooxidans. Процесс очистки концентратов, содержащих 4—6% мышьяка, протекает около 120 *ч*.

В настоящее время получает широкое распространение гидрометаллургия. Бактериальное выщелачивание занимает среди других гидрометаллургических методов одно из первых мест.

Сульфидам часто сопутствуют редкие элементы. По геохимическим данным, количество таких элементов, как кадмий, галлий, индий, таллий, уменьшается в продуктах окисления сфалерита и галенита в 50 раз. Лабораторные опыты по воздействию бактерий на сульфиды, в кристаллической решетке которых цинк или свинец изоморфно замещается редким металлом, показали, что под действием бактерий в растворе создается в 2—6 раз бо́льшая концентрация редкого элемента, чем при химическом окислении.

Таким образом, в миграции редких элементов и в обеднении ими зоны окисления сульфидных месторождений бактерии играют большую роль.

В такие сульфиды, как пирит, арсенопирит, антимонит, бывают включены мельчайшие частицы золота, которые при химическом и бактериальном окислении сульфидов должны освобождаться. Так, при окислении гравитационного концентрата под действием бактерий в раствор переходило около 0,5 *мг/л* золота.

Таким образом, бактерии способны воздействовать даже на такой инертный металл, как золото. Кроме Th. ferrooxidans и других тионовых бактерий, которые оказывают косвенное воздействие, существуют микроорганизмы, способные создавать вещества, вступающие в водно-растворимый комплекс с золотом. И. П а р е были выделены гетеротрофные бактерии, которые образовывали на органических средах, содержащих пептон и соли органических кислот, вещества неизвестной природы, растворяющие золото. Под действием бактерий, определенных как Bac. firmus и Bac. sphaericus, в раствор переходило до 10 *мг/л* золота. Возможно, что расшифровка химической природы водно-растворимого комплекса золота даст промышленности новый растворитель.

РОЛЬ БАКТЕРИЙ В КРУГОВОРОТЕ ЖЕЛЕЗА И МАРГАНЦА

Железобактерии известны очень давно. В 1836 г. Э р е н б е р г высказал предположение, что эти организмы принимают участие в образовании болотных и дерновых железных руд. Из-за трудностей культивирования железобактерий в лабораторных условиях физиологические свойства этих микроорганизмов мало изучены.

Клетки железобактерий покрыты чехлом, состоящим из гидроокиси железа. В древних водоемах благодаря развитию железобактерий происходило постепенное накопление железа. Эти микроорганизмы могли принимать участие в самых ранних этапах образования железных руд (например, Криворожского). Изучение круговорота железа в почвах и озерах подтверждает ведущую роль бактерий в процессах окисления и восстановления железа.

Участие микроорганизмов в круговороте марганца заключается, во-первых, в восстановлении марганца до двухвалентного, в результате чего образуются подвижные формы, и, во-вторых, в его окислении, в результате которого марганец выпадает в осадок.

Восстанавливать марганец способны многие гетеротрофные организмы, но в наибольшей степени этой способностью обладают Bacillus circulans, Bac. polymyxa и сульфатвосстанавливающие бактерии. Марганец растворяется органическими кислотами, образуемыми бактериальным путем, и одновременно восстанавливается до двухвалентного при участии неспецифических ферментов или такого восстановителя, как сероводород. Под действием восстанавливающих марганец бактерий происходит перераспределение форм марганца в илах, а также в конкрециях, образующихся в рудоносных озерах и на месторождениях.

В окислении марганца ведущая роль принадлежит своеобразному организму, описанному под названием Metallogenium. В условиях, когда марганец не окисляется химически, скорость его окисления при культивировании Metallogenium совместно с грибом, по Г. А. З а в а р з и н у, достигает 100—200 *мг/л* в сутки. В природе, вероятно, этот процесс идет более медленно. При развитии Metallogenium в воде происходит окисление и осаждение окиси марганца в иловые отложения. Metallogenium обычно обнаруживается в конкрециях при высеве на питательные среды и прямыми наблюдениями под микроскопом. Этот организм непосредственно участвует в формировании конкреций, а его своеобразная морфология способствует цементированию и удержанию окислов на поверхности конкреций.

Аналогичную роль Metallogenium играет не только в рудообразующих озерах, но и на месторождениях. Этот организм широко распространен на Чиатурском месторождении.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В МИРЕ МИКРООРГАНИЗМОВ И ОБРАЗОВАНИЕ БАКТЕРИЯМИ И АКТИНОМИЦЕТАМИ АНТИБИОТИКОВ

В конкретных экологических условиях между разными группами микробов устанавливаются определенные взаимоотношения, характер которых зависит от физиологических особенностей и потребностей совместно развивающихся микробов. Кроме того, микроорганизмы вступают в различного рода взаимоотношения не только между собой, но и с простейшими, высшими растениями и другими группами организмов, составляющих почвенное население.

В основном эти взаимоотношения можно условно подразделить на две большие группы: благоприятные — синергизм и неблагоприятные — антагонизм (рис. 193 и 194). Однако взаимоотношения между микробными сообществами далеко не всегда укладываются в рамки этих подразделений, так как они чрезвычайно сложны, разносторонни и вариабельны. Изменения во взаимоотношениях происходят вследствие изменений окружающих условий существования или в результате перехода микробов из одной стадии развития в другую. Можно отметить следующие формы взаимоотношений между микроорганизмами: сосуществование, метабиоз, симбиоз, конкуренция, хищничество, паразитизм, антагонизм.

Сосуществованием, или нейтрализмом, называется такая форма взаимоотношений, когда организмы, развиваясь совместно, не приносят друг другу ни вреда, ни пользы. Метабиоз — использование продуктов жизнедеятельности одних микробов другими. Это явление наблюдается, например, при ступенчатом разложении растительных и животных остатков в почве. Симбиоз характеризуется взаимовыгодным влиянием микроорганизмов друг на друга в единой ассоциации (совокупности). Так, классическим примером симбиоза между водорослями и грибами являются лишайники. Тесный симбиоз между этими двумя группами микроорганизмов зашел так далеко, что в процессе эволюции данная микробная ассоциация выделилась в особый морфо-физиологический класс, отличный как от грибов, так и от водорослей. При этом гриб, составляющий основу лишайника, расщепляет питательный субстрат и поставляет необходимые для усвоения вещества водорослям, а водоросли снабжают гриб продуктами фотосинтеза. Конкуренция наблюдается тогда, когда совместно развивающиеся организмы нуждаются в одних и тех же питательных веществах и условиях развития. Хищничество заключается в поглощении клеток одних микроорганизмов другими для использования их в качестве питания. Паразитизм характеризуется тем, что один вид микроорганизма (паразит) поселяется в клетке другого (хозяина) и питается за счет хозяина. Абсолютные (облигатные) паразиты не могут развиваться в отсутствие хозяина. Известны паразитические формы бактерий и плесневых грибов, развивающиеся в клетках или в гифах хозяев. Примером паразитизма в известной мере может также служить явление

бактерио- и актинофагии. Антагонизм — подавление развития одних форм микробов другими с помощью вырабатываемых ими антимикробных веществ. Этими веществами могут быть: химические соединения неспецифического действия (кислоты, спирты, перекиси и др.), которые подавляют рост микробов при высоких концентрациях; антибиотики, обладающие специфичностью действия и проявляющие антимикробные свойства при низких концентрациях.

АНТАГОНИЗМ В МИРЕ МИКРОБОВ

С явлением антагонизма в мире микробов было связано открытие антибиотиков.

Антагонизм широко распространен в природных микробных сообществах, состоящих из бактерий, грибов, актиномицетов, дрожжей, водорослей, простейших и других микроорганизмов. Широкое понятие антагонизма включает и такие формы взаимоотношений, как конкуренция, хищничество, паразитизм. Нас в данном случае интересует антагонизм в узком смысле, т. е. антагонизм, обусловленный образованием антимикробных веществ и, в частности, антибиотиков. Взаимоотношения, обусловленные продукцией любых антимикробных веществ, можно назвать активным или прямым антагонизмом. В отличие от него существует пассивный, или косвенный, антагонизм, при котором подавление одних микроорганизмов происходит за счет изменения другими микробами условий окружающей среды в неблагоприятную для развития сторону. Антагонизм может быть односторонним (микроорганизм подавляет развитие своего конкурента, не реагируя на воздействие соперника) и двусторонним (происходит взаимное угнетение микроорганизмов в сообществе). Существует еще понятие направленного (насильственного), или вынужденного, антагонизма. При этих взаимоотношениях наблюдается образование антимикробных веществ (вероятно, различной природы, обладающих разным механизмом действия) только при совместном выращивании двух различных микроорганизмов, которые в условиях изолированного культивирования этих веществ не образуют. Антагонизм между микроорганизмами можно наблюдать и в лабораторных условиях. Активность продуцентов антибиотиков обычно выражают массой антибиотика, содержащейся в единице объема питательной среды, в которой выращивали продуцент.

Термин «антибиотики», или «антибиотические вещества», предложенный в 1942 г. Ваксманом, первоначально обозначал химические соединения, образуемые микроорганизмами, которые обладают способностью подавлять рост

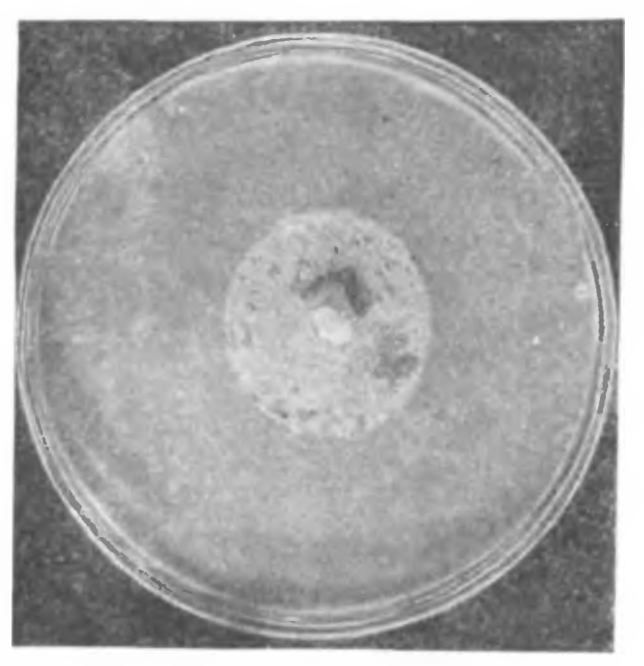


Рис. 193. Синергизм у микробов. Вокруг агарового блока с культурой актиномицета видна зона стимуляции роста плесневого гриба.



Рис. 194. Пример антагонизма у микробов. Видна зона подавления роста стафилококка вокруг агарового блока с культурой актиномицета.

и даже разрушать бактерии и другие микроорганизмы. Это определение, как оказалось впоследствии, не совсем точно, так как в число антибиотиков нужно было бы включить вещества микробного происхождения, которые оказывают не специфическое, а общее антисепти-

ческое или консервирующее действие на живые клетки. К таким веществам относятся, в частности, спирты, органические кислоты, перекиси, смолы и др. К тому же антибактериальное действие эти соединения оказывают только в относительно высоких концентрациях. К антибиотикам следует относить только такие вещества, которые в незначительных количествах проявляют специфическое (избирательное) действие на отдельные звенья обмена веществ микробной клетки. Позже в тканях высших растений и животных были найдены соединения, способные в малых количествах специфически подавлять рост микробов. Более того, было показано, что некоторые сходные антибиотики (например, цитринин) могут синтезироваться как микробами, так и высшими растениями. Таким образом, круг организмов-продуцентов антибиотических веществ расширился, что также должно было найти отражение в термине «антибиотики». Установление структуры молекул многих антибиотиков позволило осуществить химический синтез ряда этих соединений без участия организмов-продуцентов.

Дальнейший этап развития химии антибиотиков — изменение (трансформация) молекул этих соединений для получения производных, обладающих рядом преимуществ по сравнению с исходными препаратами. Такое направление исследований объясняется в основном двумя причинами: необходимостью снижения токсичности антибиотиков при сохранении их антибактериального действия; борьбой с инфекционными заболеваниями, вызываемыми устойчивыми к широко применявшимся антибиотикам формами патогенных микроорганизмов. Преимущества производных антибиотиков по сравнению с исходными проявляются также и в изменении растворимости, удлинении срока циркуляции в организме больного и т. д.

Получить производные антибиотиков можно с помощью как химического, так и биологического синтеза. Известен и комбинированный способ получения препаратов. В этом случае ядро молекулы антибиотика формируется при биосинтезе с помощью соответствующих микроорганизмов-продуцентов, а «достройка» молекулы осуществляется методом химического синтеза. Полученные этим способом антибиотики называются п о л у с и н т е т и ч е с к и м и. Так были получены и нашли широкое применение в клинике весьма эффективные полусинтетические пенициллины (метициллин, оксациллин, ампициллин, карбенициллин) и цефалоспорины (цефалотин, цефалоридин) с новыми по сравнению с природными антибиотиками ценными терапевтическими свойствами.

Все эти данные, накопленные в процессе становления и развития науки об антибиотиках, потребовали уточнения термина «антибиотики». В настоящее время антибиотиками следует называть химические соединения, образуемые различными микроорганизмами в процессе их жизнедеятельности, а также производные этих соединений, обладающие способностью в незначительных концентрациях избирательно подавлять рост микроорганизмов или вызывать их гибель. Вполне вероятно, что и эта формулировка с дальнейшим прогрессом антибиотической науки будет уточняться.

В первые годы после открытия антибиотиков их получали с использованием метода поверхностной ферментации. Этот метод заключался в том, что продуцент выращивали на поверхности питательной среды в плоских бутылях (матрацах). Чтобы получить сколько-нибудь заметные количества антибиотика, требовались тысячи матрацев, каждый из которых после слива культуральной жидкости необходимо было мыть, стерилизовать, заполнять свежей средой, засевать продуцентом и инкубировать в термостатах. Малопроизводительный способ поверхностной ферментации (поверхностного биосинтеэа) не мог удовлетворить потребностей в антибиотиках. В связи с этим был разработан новый высокопроизводительный метод глубинного культивирования (глубинной ферментации) микроорганизмов — продуцентов антибиотиков. Это позволило в короткий срок создать и развить новую отрасль промышленности, выпускающую антибиотики в больших количествах.

Метод глубинного культивирования отличается от предыдущего тем, что микроорганизмы-продуценты выращивают не на поверхности питательной среды, а во всей ее толще. Выращивание продуцентов ведут в специальных чанах (ферментаторах), емкость которых может превышать 50 *м*³. Ферментаторы снабжены приспособлениями для продувания воздуха через питательную среду и мешалками. Развитие микроорганизмов-продуцентов в ферментаторах происходит при непрерывном перемешивании питательной среды и подаче кислорода (воздуха). При глубинном выращивании во много раз по сравнению с выращиванием продуцента па поверхности среды увеличивается накопление биомассы (из расчета на единицу объема питательной среды), а значит, и возрастает содержание антибиотика в каждом миллилитре культуральной жидкости, т. е. повышается ее антибиотическая активность.

Производственная схема биосинтеза любых антибиотиков включает следующие основные стадии: ферментацию, выделение антибиотика и его химическую очистку, сушку антибиотика и приготовление лекарственной формы. Для осуществления ферментации — биохимического

процесса переработки сырья — необходимо иметь питательную среду (сырье) и микроорганизмы, перерабатывающие это сырье. Питательные среды подбирают с таким расчетом, чтобы они обеспечивали хороший рост и развитие продуцента и способствовали максимально возможному биосинтезу антибиотика.

Поднятию производительности антибиотической промышленности, помимо внедрения в практику глубинной ферментации, в огромной степени способствовало использование для биосинтеза новых высокопроизводительных штаммов-продуцентов. Для их получения были разработаны специальные методы селекции. Вследствие большой вариабельности микроорганизмов-продуцентов и быстрой утраты ими исходных свойств (особенно уровня антибиотической активности) необходимо было разработать методы хранения микроорганизмов-продуцентов и поддержания активности, а также способы приготовления посевного материала для засева огромных объемов питательной среды в ферментерах.

БАКТЕРИИ И АКТИНОМИЦЕТЫ — ПРОДУЦЕНТЫ АНТИБИОТИКОВ

Среди бактерий наиболее часто явление антагонизма встречается у спороносных палочек, принадлежащих к роду Bacillus (B. subtilis, Bac. mesentericus, B. brevis, B. polymyxa и др.), и неспороносных из рода Pseudomonas (P. fluorescens и др.). Из культуры неспороносной бактерии антибактериальное вещество пиоцианаза было выделено Р. Эммерихом и О. Лоу в конце прошлого века. Позже были обнаружены антибиотические вещества в культурах чудесной палочки (Bacterium prodigiosum), молочнокислых стрептококков, микрококков, азотобактера и др. В качестве примера можно назвать несколько антибиотиков, образуемых различными бактериями:

Организм-продуцент	Антибиотик
Bacillus brevis	грамицидин и тироцидин
Bacillus brevis var. G.-B.	грамицидин С
Bacillus subtilis, Bac. mesentericus	субтилин, бацитрацин
Bacillus polymyxa	полимиксин
Pseudomonas pyocyanea	пиоцианин
Streptococcus lactis	низин

Самой богатой антагонистами группой почвенных микроорганизмов оказалась группа лучистых грибков, актиномицетов, а среди них — представители рода Actinomyces (рис. 195). Подавляющее большинство антибиотиков, нашедших применение в медицине и народном хозяйстве, получено именно из этой группы микроорганизмов.

Многочисленными работами советских и зарубежных исследователей установлено, что актиномицеты-антагонисты встречаются в различных природных субстратах, но больше всего их в почве (до нескольких миллионов в 1 *г*). В некоторых почвах можно обнаружить сравнительно небольшое количество актиномицетов, но почти все они оказываются антагонистами. Установлено, что в окультуренных, хорошо унавоженных почвах встречается больше актиномицетов-антагонистов, чем в почвах целинных, бедных органическим веществом, малоплодородных почвах. Много антагонистов было обнаружено Н. А. Красильниковым в почвах южных засушливых районов. Кроме климатических и географических условий, на содержание актиномицетов-антагонистов в почвах оказывают влияние также сезонность, растительный покров, микробное население, влажность, кислотность и тип почвы, снабжение ее кислородом и много других факторов.

РОЛЬ АНТИБИОТИКОВ В БИОЦЕНОЗАХ

Одной из характерных особенностей антибиотиков является избирательность действия — каждый антибиотик действует на определенный набор видов микроорганизмов, т. е. имеет свой специфический антимикробный спектр действия. Например, актиномицеты, принадлежащие к виду Actinomyces streptomycini, подавляют рост грамположительных и грамотрицательных бактерий, микобактерий, некоторых видов дрожжей и грибов. Actinomyces levoris не угнетает рост бактерий, но подавляет развитие дрожжей, некоторых дрожжеподобных организмов, мицелиальных грибов и т. д. Антимикробный спектр действия — один из таксономических признаков в систематике актиномицетов, служащих для разграничения видов. Вырабатываемые актиномицетом антибиотики не угнетают развития собственной культуры даже в концентрациях, которые во много раз превышают минимальную концентрацию, подавляющую рост других микроорганизмов.

Какова же биологическая роль антибиотиков? На этот вопрос однозначного ответа нет. Советские и многие зарубежные ученые считают, что способность синтезировать антибиотики — полезное для вида приспособление, выработавшееся и закрепленное в процессе эволюции организмов. Продуцирование антибиотиков — один из факторов, дающий определенные преимущества микроорганизму-антагонисту в борьбе за существование в сложных естественных микробных ассоциациях. Согласно другой точке зрения, антибиотики представляют собой «отбросы» обмена веществ у микро-

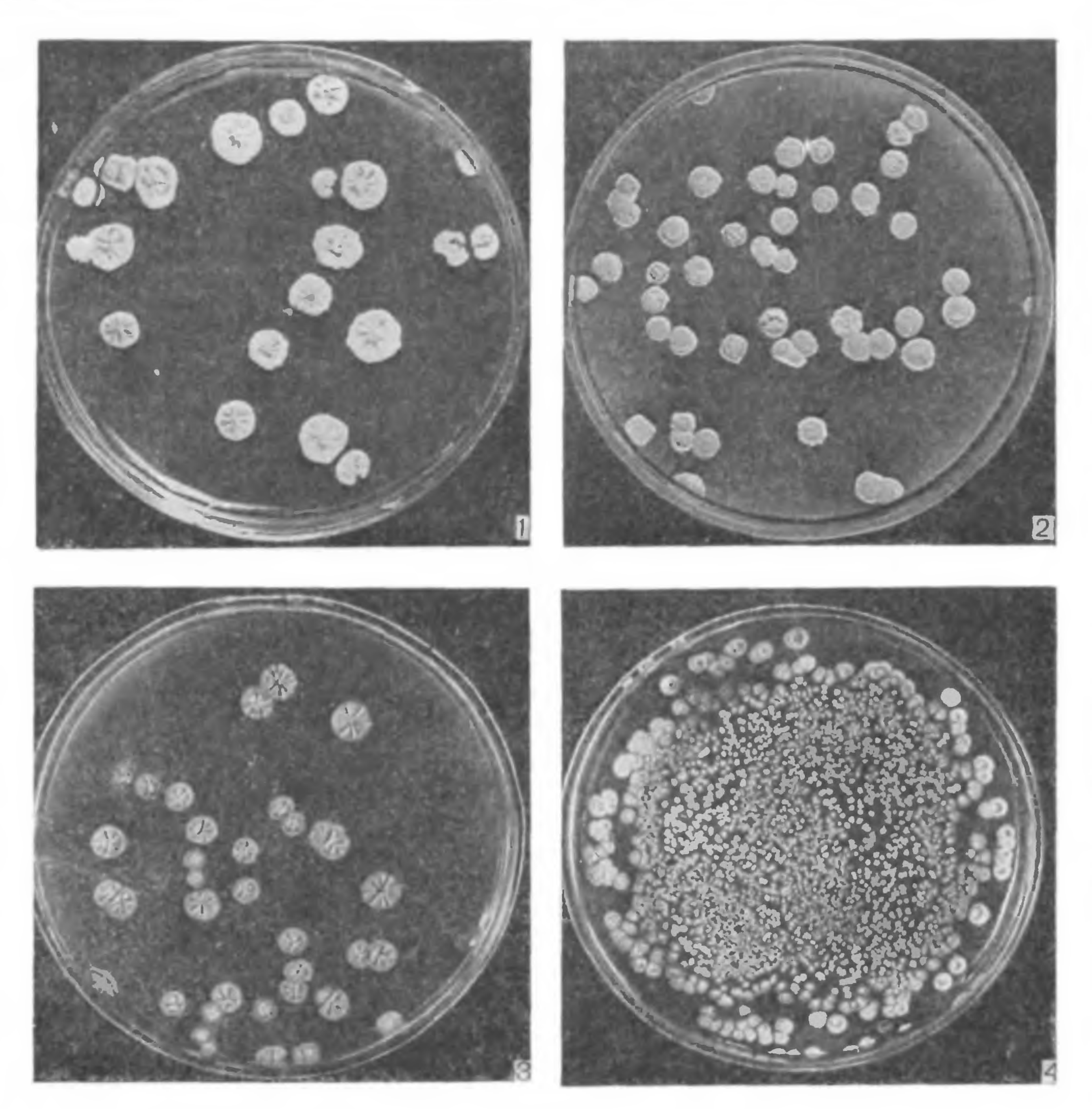


Рис. 195. Колонии актиномицетов, образующих антибиотики, на поверхности агаризованных питательных сред:

1 — продуцент олеандомицина Act. antibioticus; 2 — продуцент неомицина Act. fradiae; 3 — продуцент окситетрациклина Act. rimosus; 4 — продуцент леворина Act. levoris.

организма, не играющие приспособительной, эволюционной роли. Эта точка зрения разделяется З. Ваксманом, X. Лешевалье и некоторыми другими зарубежными исследователями. Свою трактовку они обосновывают главным образом тем, что, во-первых, антибиотики образуются не всеми широко распространенными микробами; во-вторых, антибиотики быстро инактивируются в почве. Но продуцирование антибиотиков — лишь одно из приспособлений, выработанное микробами в борьбе за существование. Антагонизм микробов может обусловливаться и рядом других веществ, помимо антибиотиков, а также приспособительными

механизмами, не связанными с образованием каких-либо химических соединений. Все это также может способствовать широкому распространению микробов, у которых не выявлена способность синтезировать антибиотики. К этому же следует добавить, что в лабораторных условиях, когда тот или иной актиномицет выращивают изолированно (вне естественного микробного сообщества) на искусственных питательных средах, не всегда удается выявить способность к синтезу антибиотика. То есть неактивные в лабораторных условиях штаммы актиномицетов способны к биосинтезу антибиотиков.

Что касается второго довода, то в литературе имеются многочисленные данные, свидетельствующие о наличии антагонизма между микробами в почве, обусловленного выделением антибиотиков. Эти данные подтверждены лабораторными опытами на чистых культурах микроорганизмов и проверены в полевых условиях. В микрозонах, где присутствует антибиотик (в почве), он безусловно воздействует на микробы, контактирующие с ним. Действительно, в почве происходит процесс разрушения антибиотиков как под влиянием различных физико-химических факторов (pH, наличие коллоидов и др.), так и в результате инактивации специфическими веществами (ферментами), образуемыми микробами. Однако это не может служить доказательством отсутствия действия антибиотиков на микробы в почве. Инактивация антибиотиков микроорганизмами — естественная реакция живого организма на вредное воздействие среды.

В ответ на воздействие антибиотиков микроорганизмы вырабатывают различные формы защиты. В любом случае окончательный результат этого взаимодействия будет определяться целым рядом и таких факторов, как скорость размножения, интенсивность образования антибиотиков и инактивирующих веществ, способность полнее использовать вещества окружающей среды для жизнедеятельности, степень устойчивости к неблагоприятным физико-химическим условиям обитания и т. д.

Таким образом, антибиотики не могут считаться случайными отбросами обмена веществ микробной клетки, не играющими приспособительной роли в борьбе за существование.

ИЗ ИСТОРИИ ОТКРЫТИЯ И ИЗУЧЕНИЯ АНТИБИОТИКОВ КАК ЛЕКАРСТВЕННЫХ СРЕДСТВ

Народной медицине давно были известны некоторые способы применения в качестве лечебных средств микроорганизмов или продуктов их обмена, однако причина их лечебного действия в то время оставалась неизвестной. Например, для лечения некоторых язв, кишечных расстройств и других заболеваний в народной медицине применялся заплесневевший хлеб.

В 1871—1872 гг. появились работы русских исследователей В. А. Манассеина и А. Г. Полотебнова, в которых сообщалось о практическом использовании зеленой плесени для заживления кожных язв у человека. Первые сведения об антагонизме бактерий были обнародованы основоположником микробиологии Луи Пастером в 1877 г. Он обратил внимание на подавление развития возбудителя сибирской язвы некоторыми сапрофитными бактериями и высказал мысль о возможности практического использования этого явления.

С именем русского ученого И. И. Мечникова (1894) связано научно обоснованное практическое использование антагонизма между энтеробактериями, вызывающими кишечные расстройства, и молочнокислыми микроорганизмами, в частности болгарской палочкой («мечниковская простокваша»), для лечения кишечных заболеваний человека.

Русский врач Э. Гартье (1905) применил кисломолочные продукты, приготовленные на заквасках, содержащих ацидофильную палочку, для лечения кишечных расстройств. Как оказалось, ацидофильная палочка обладает более ярко выраженными антагонистическими свойствами по сравнению с болгарской палочкой.

В конце XIX — начале XX в. были открыты антагонистические свойства у спорообразующих бактерий. К этому же периоду относятся первые работы, в которых описываются антагонистические свойства у актиномицетов. Позднее из культуры почвенной спороносной палочки Bacillus brevis Р. Дюбо (1939) удалось выделить антибиотическое вещество, названное тиротрицином, которое представляло собой смесь двух антибиотиков — тироцидина и грамицидина. В 1942 г. советскими исследователями Г. Ф. Гаузе и М. Г. Бражниковой был выделен из подмосковных почв новый штамм Bacillus brevis, синтезирующий антибиотик грамицидин С, отличающийся от грамицидина Дюбо.

В 1939 г. Н. А. Красильников и А. И. Кореняко из культуры фиолетового актиномицета Actinomyces violaceus, выделенного ими из почвы, получили первый антибиотик актиномицетного происхождения — мицетин — и изучили условия биосинтеза и применения мицетина в клинике.

А. Флеминг, изучая стрептококков, выращивал их на питательной среде в чашках Петри. На одной из чашек вместе со стафилококками выросла колония плесневого гриба, вокруг которой стафилококки не развивались. Заинтересо-

вавшись этим явлением, Флеминг выделил культуру гриба, определенную затем как Penicillium notatum. Выделить вещество, подавляющее рост стафилококков, удалось только в 1940 г. оксфордской группе исследователей. Полученный антибиотик был назван пенициллином.

С открытия пенициллина началась новая эра в лечении инфекционных болезней — эра применения антибиотиков. В короткий срок возникла и развилась новая отрасль промышленности, производящая антибиотики в крупных масштабах. Теперь вопросы микробного антагонизма приобрели важное практическое значение и работы по выявлению новых микроорганизмов — продуцентов антибиотиков стали носить целенаправленный характер.

В СССР получением пенициллина успешно занималась группа исследователей под руководством З. В. Ермольевой. В 1942 г. был выработан отечественный препарат пенициллина. Ваксманом и Вудрафом из культуры Actinomyces antibioticus был выделен антибиотик актиномицин, который впоследствии стал использоваться как противораковое средство.

Первым антибиотиком актиномицетного происхождения, нашедшим широкое применение особенно при лечении туберкулеза, был стрептомицин, открытый в 1944 г. Ваксманом с сотрудниками. К противотуберкулезным антибиотикам относятся также открытые позже виомицин (флоримицин), циклосерин, канамицин, рифамицин.

В последующие годы интенсивные поиски новых соединений привели к открытию ряда других терапевтически ценных антибиотиков, нашедших широкое применение в медицине. К ним относятся препараты с широким спектром антимикробного действия. Они подавляют рост не только грамположительных бактерий, которые более чувствительны к действию антибиотиков (возбудители пневмонии, различных нагноений, сибирской язвы, столбняка, дифтерии, туберкулеза), но и грамотрицательных микроорганизмов, которые более устойчивы к действию антибиотиков (возбудители брюшного тифа, дизентерии, холеры, бруцеллеза, туляремии), а также риккетсий (возбудители сыпного тифа) и крупных вирусов (возбудители пситтакоза, лимфогрануломатоза, трахомы и др.). К таким антибиотикам относятся хлорамфеникол (левомицетин), хлортетрациклин (биомицин), окситетрациклин (террамицин), тетрациклин, неомицин (колимицин, мицерин), канамицин, паромомицин (мономицин) и др. Кроме того, в распоряжении врачей в настоящее время имеется группа антибиотиков резерва, активных в отношении устойчивых к пенициллину грамположительных болезнетворных микроорганизмов, а также противогрибные антибиотики (нистатин, гризеофульвин, амфотерицин B, леворин).

В настоящее время число известных антибиотиков приближается к 2000, однако в клинической практике используется всего около 50.

ХАРАКТЕР ДЕЙСТВИЯ АНТИБИОТИКОВ НА МИКРООРГАНИЗМЫ

По характеру действия антибиотики делятся на бактерицидные и бактериостатические. Бактерицидное действие характеризуется тем, что под влиянием антибиотика наступает гибель микроорганизмов. Достижение бактерицидного эффекта особенно важно при лечении ослабленных пациентов, а также в случаях заболевания такими тяжелыми инфекционными болезнями, как общее заражение крови (сепсис), эндокардит и др., когда организм не в состоянии самостоятельно бороться с инфекцией. Бактерицидным действием обладают такие антибиотики, как различные пенициллины, стрептомицин, неомицин, канамицин, ванкомицин, полимиксин.

При бактериостатическом действии гибель микроорганизмов не наступает, наблюдается лишь прекращение их роста и размножения. При устранении антибиотика из окружающей среды микроорганизмы вновь могут развиваться. В большинстве случаев при лечении инфекционных болезней бактериостатическое действие антибиотиков в совокупности с защитными механизмами организма обеспечивает выздоровление пациента.

УСТОЙЧИВОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ К АНТИБИОТИКАМ

С открытием антибиотиков, обладающих избирательным действием на микробы in vivo (в организме), могло показаться, что наступила эпоха окончательной победы человека над инфекционными болезнями. Но уже вскоре было обнаружено явление резистентности (устойчивости) отдельных штаммов болезнетворных микробов к губительному действию антибиотиков. По мере увеличения сроков и масштабов практического применения антибиотиков нарастало и число устойчивых штаммов микроорганизмов. Если в 40-х годах клиницистам приходилось сталкиваться с единичными случаями инфекций, вызванных устойчивыми формами микробов, то в настоящее время количество, например, стафилококков, устойчивых к пенициллину, стрептомицину, хлорамфениколу (левомицетину), превышает 60—70%. Чем же объясняется явление антибиотикорезистентности?

Устойчивость микроорганизмов к действию антибиотиков вызвана несколькими причинами. В основном они сводятся к следующим. Во-первых, в любой совокупности микроорганизмов, сосуществующих на каком-то определенном участке субстрата, встречаются естественно устойчивые к антибиотикам варианты (примерно одна особь на миллион). При воздействии антибиотика на популяцию основная масса клеток гибнет (если антибиотик обладает бактерицидным действием) или прекращает развитие (если антибиотик обладает бактериостатическим действием). В то же самое время устойчивые к антибиотику единичные клетки продолжают беспрепятственно размножаться. Устойчивость к антибиотику этими клетками передается по наследству, давая начало новой устойчивой к антибиотику популяции. В данном случае происходит селекция (отбор) устойчивых вариантов с помощью антибиотика. Во-вторых, у чувствительных к антибиотику микроорганизмов может идти процесс адаптации (приспособления) к вредному воздействию антибиотического вещества. В этом случае может наблюдаться, с одной стороны, замена одних звеньев обмена веществ микроорганизма, естественный ход которых нарушается антибиотиком, другими звеньями, не подверженными действию препарата. При этом микроорганизм также не будет подавляться антибиотиком. С другой — микроорганизмы могут начать усиленно вырабатывать вещества, разрушающие молекулу антибиотика, тем самым нейтрализуя его действие. Например, ряд штаммов стафилококков и спороносных бактерий образует фермент пенициллиназу, разрушающий пенициллин с образованием продуктов, не обладающих антибиотической активностью. Это явление называется энзиматической инактивацией антибиотиков.

Интересно отметить, что пенициллиназа в настоящее время нашла практическое применение в качестве антидота — препарата, снимающего вредное действие пенициллина, когда он вызывает тяжелые аллергические реакции, угрожающие жизни больного.

Микроорганизмы, обладающие устойчивостью к одному антибиотику, одновременно устойчивы и к другим антибиотическим веществам, сходным с первым по механизму действия. Это явление называется перекрестной устойчивостью. Например, микроорганизмы, ставшие устойчивыми к тетрациклину, одновременно приобретают устойчивость к хлортетрациклину и окситетрациклину.

Наконец, есть штаммы микроорганизмов, которые содержат в своих клетках так называемые *R*-факторы, или факторы резистентности (устойчивости). Распространение *R*-факторов среди болезнетворных бактерий в наибольшей степени снижает эффективность лечения многими антибиотиками по сравнению с другими видами микробной устойчивости, так как обусловливает устойчивость одновременно к нескольким антибактериальным веществам.

Все эти факты говорят о том, что для успешного лечения антибиотиками следует перед их назначением определять антибиотикорезистентность болезнетворных микробов, а также пытаться преодолевать лекарственную устойчивость микробов.

Основные пути преодоления устойчивости микроорганизмов к антибиотикам, снижающей эффективность лечения, следующие:

изыскание и внедрение в практику новых антибиотиков, а также получение производных известных антибиотиков;

применение для лечения не одного, а одновременно нескольких антибиотиков с различным механизмом действия; в этих случаях одновременно подавляются разные процессы обмена веществ микробной клетки, что ведет к быстрой ее гибели и в значительной степени затрудняет развитие устойчивости у микроорганизмов; применение комбинации антибиотиков с другими химиотерапевтическими препаратами. Например, сочетание стрептомицина с парааминосалициловой кислотой (ПАСК) и фтивазидом резко повышает эффективность лечения туберкулеза;

подавление действия ферментов, разрушающих антибиотики (например, действие пенициллиназы можно подавить кристаллвиолетом);

освобождение устойчивых бактерий от факторов множественной лекарственной устойчивости (*R*-факторов), для чего можно использовать некоторые красители.

Существует много противоречивых теорий, которые пытаются объяснить происхождение устойчивости к лекарственным веществам. В основном они касаются вопросов о роли мутаций и адаптации в приобретении устойчивости. По-видимому, в процессе развития устойчивости к лекарственным веществам, в том числе и к антибиотикам, играют определенную роль как адаптивные, так и мутационные изменения.

В настоящее время, когда антибиотики широко применяются, устойчивые к антибиотическим препаратам формы микроорганизмов встречаются очень часто.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНТИБИОТИКОВ В НЕМЕДИЦИНСКИХ ЦЕЛЯХ

Антибиотики нашли широкое применение не только в медицине для борьбы со многими инфекционными болезнями. В настоящее вре-

мя использование их в немедицинских целях так же велико, как и в здравоохранении. Антибиотики применяются в следующих отраслях народного хозяйства: в ветеринарии, для лечения и профилактики инфекционных заболеваний животных; в животноводстве как новый фактор в увеличении производства продуктов животноводства в качестве стимуляторов роста сельскохозяйственных животных; в растениеводстве в качестве активных средств борьбы и профилактики бактериальных и грибковых заболеваний растений; в пищевой промышленности при консервировании различных пищевых продуктов с максимальным сохранением питательных веществ, разрушающихся при термической обработке; для консервирования свежевыловленной рыбы, повышения стойкости мяса; в ряде отраслей бродильной промышленности как средства борьбы с чужеродными микроорганизмами; в научных исследованиях для ингибирования определенных этапов биохимических превращений; при выделении чистых культур отдельных патогенных микроорганизмов, культивировании вирусов; генетических исследованиях и др.

ПРИМЕНЕНИЕ АНТИБИОТИКОВ В ВЕТЕРИНАРИИ И ЖИВОТНОВОДСТВЕ

Использование антибиотиков в ветеринарии началось сразу же после их открытия. Это объясняется целым рядом преимуществ, которыми обладают антибиотики по сравнению с другими химиотерапевтическими веществами: антимикробное действие в очень малых дозах; широкий спектр противомикробного действия, что особенно важно при использовании антибиотиков в борьбе с инфекциями, вызванными несколькими возбудителями; сравнительно малая токсичность. Обладая специфическим механизмом действия, антибиотики избирательно подавляют развитие тех или иных патогенных микроорганизмов. Подавляя развитие патогенных микроорганизмов и определенным образом стимулируя защитные силы животного организма, антибиотики показали высокую эффективность действия при лечении и профилактике многих заболеваний сельскохозяйственных животных. Антибиотические вещества оказались наиболее эффективными лечебными средствами при лечении более 60 тяжелых бактериальных, грибковых и некоторых паразитарных заболеваний крупного и мелкого рогатого скота, верблюдов, оленей, лошадей, домашних птиц, пушных зверей, прудовых рыб, пчел и шелкопрядов.

Из антибиотиков, продуцентами которых являются актиномицеты, наиболее успешно в ветеринарии используются: стрептомицин, тетрациклины, синтомицин, неомицин, эритромицин, олеандомицин, тилозин, противогрибковые препараты — нистатин, леворин, гигромицин.

Роль антибиотиков в стимулировании роста животных. Помимо применения в ветеринарии, антибиотические вещества используются для стимуляции роста сельскохозяйственных животных. Принципиальная возможность стимулирующего действия микробных препаратов на рост животных была показана советским ученым А. Р. Миненковым в 1943 г. Он обнаружил, что ежедневные добавки в корм поросятам и цыплятам небольших порций азотобактера очень заметно ускоряют рост и увеличивают привесы животных (на 15—20 и 15—30% соответственно) по сравнению с контрольными. Ускорение прироста животных А. Р. Миненков объяснил наличием стимулирующих веществ в культуре азотобактера. Стимулирующее действие продуктов метаболизма азотобактера (витамины, ауксины) на растения и микроорганизмы было показано неоднократно. Вскоре была обнаружена возможность стимулирования роста животных не культурой микробов, а продуктами их метаболизма — антибиотическими веществами.

Практическое использование антибиотиков в качестве добавок в корм сельскохозяйственных животных впервые начало широко применяться в 50-е годы.

Исследование действия антибиотиков на рост и развитие сельскохозяйственных животных проводятся учеными многих стран: США, Великобритании, Франции, Польской Народной Республики, Германской Демократической Республики, Швеции, Италии и других. Значительные успехи в этом направлении достигнуты в Советском Союзе благодаря работам, проведенным под руководством З. В. Ермольевой, Н. А. Красильникова, Н. И. Леонова, К. М. Солнцева, А. Х. Саркисова и других ученых. В настоящее время производство антибиотиков, используемых для добавки в корм животных, достигает значительного объема.

Для того чтобы удовлетворить нужды сельского хозяйства, создана специальная отрасль промышленности для производства кормовых антибиотиков. Первые опыты по изучению действия антибиотиков на рост животных были проведены с использованием кристаллических медицинских антибиотиков. В дальнейшем для этой цели стали использовать неочищенные антибиотические препараты, содержащие мицелий и культуральную жидкость продуцентов. Оказалось, что такие комплексные препараты антибиотиков еще более эффективны при добавке в корма сельскохозяйственных животных, чем очищенные антибиотики, так как, помимо антибиотиков, содержат и другие микробные

метаболиты, способные оказывать положительное воздействие на обмен веществ животных. К таким биологически активным продуктам жизнедеятельности микроорганизмов в первую очередь следует отнести витамины группы *B*, некоторые незаменимые аминокислоты, гормоноподобные вещества и ряд неидентифицированных факторов роста.

Введение антибиотиков в рацион сельскохозяйственных животных и птиц позволяет значительно увеличить прирост веса, иногда до 50% по сравнению с контролем. Помимо стимуляции роста, антибиотики способствуют повышению аппетита животных и лучшему использованию питательных веществ корма, что дает возможность сократить расходы корма до 10—20% на единицу привеса. При этом также появляется возможность сокращения сроков откорма на 10—15 дней. Под влиянием антибиотиков использование питательных веществ рациона повышается на 8—12%.

Более полноценное использование пищи при введении в рацион антибиотиков позволяет в значительной степени сократить потребность животных в некоторых витаминах (*A*, *B*), наиболее дефицитном белке животного происхождения и заменить его в кормах менее дефицитными растительными белками без ущерба для роста и развития. В отдельных случаях добавка антибиотических препаратов к корму животных способствует более экономному использованию таких незаменимых аминокислот, как метионин, триптофан, лизин.

Применение малых доз антибиотиков в кормлении сельскохозяйственных животных в значительной степени (2—3 раза) сокращает гибель молодняка, в результате предупреждения расстройств пищеварения и других заболеваний. Скармливание антибиотиков курам увеличивает их яйценоскость, улучшает оплодотворяемость и повышает жизнеспособность и выводимость высиживаемых яиц. Очевидно, что использование антибиотиков в качестве ростстимулирующих добавок в корма сельскохозяйственных животных чрезвычайно эффективно и экономически выгодно, так как позволяет получить дополнительные количества продукции животноводства без особых дополнительных затрат.

Стимулирующее действие малых доз антибиотиков не специфично, им обладают многие антибиотики, хотя и в разной степени. Наиболее эффективен в этом отношении хлортетрациклин. Менее эффективны хлорамфеникол и стрептомицин.

Опыт практического использования антибиотиков в животноводстве и многочисленные наблюдения свидетельствуют о том, что эффективность их влияния на интенсивность роста животных во многом зависит от условий применения (возраст и вид животных, характер рациона, условия содержания, дозировка и т. д.). Наибольшее ростстимулирующее действие наблюдается при введении антибиотиков в рационы молодых животных и уменьшается с увеличением возраста. Характер действия ростстимулирующих добавок во многом зависит от качества кормов и тем больше выражен, чем меньше полноценного животного белка содержит корм. Наилучшие результаты получают при добавке препаратов в корма животных, находящихся в неблагоприятных условиях содержания, способствующих возникновению выраженных и скрытых хронических заболеваний (пищеварительные расстройства, энтериты и др.).

Дозировки антибиотиков, применяемые для стимуляции роста животных, очень малы («низкий уровень в кормах»), от 10—20 *г* на 1 *т* корма. При этом антибиотик не обнаруживается в мышечной ткани и внутренних органах животных. Иногда рекомендуют применение кормов, содержащих 50—100—200 *г* антибиотика на тонну корма («высокий уровень в кормах»). Это создает профилактические условия против возникновения инфекционных заболеваний и значительно снижает падеж молодняка.

Механизм стимулирующего действия антибиотиков на рост животных. Изучение механизма действия низких концентраций антибиотиков привлекает внимание многих исследователей ввиду большой теоретической и практической значимости этой проблемы. Биологическое действие антибиотиков чрезвычайно многогранно. Они с успехом применяются в медицине для уничтожения (бактерицидное действие) или остановки роста (бактериостатическое действие) патогенных микроорганизмов и в то же время могут стимулировать рост и развитие животных. Это явление пытались объяснить различной чувствительностью к антибиотикам клеток животных и микроорганизмов. На этой предпосылке, а именно признании пониженной чувствительности животной клетки к антибиотикам, базируется использование антибиотиков против многих болезнетворных микробов. В дальнейшем было показано, что клетки животных, так же как и клетки бактерий, достаточно чувствительны к действию антибиотиков и характер их действия (стимуляция или подавление роста) определяется используемой концентрацией антибиотика. Как правило, для подавления роста и разрушения патогенных микроорганизмов в органах и тканях (в течение относительно короткого времени, несколько суток) должна поддерживаться высокая концентрация антибиотика (не менее 500 тыс. *мкг*). Введение в организм животного малых (суббактериостатиче-

ских) доз антибиотика в течение длительного времени оказывает положительное влияние на рост и продуктивность животных.

Анализ литературы, посвященной изучению этого вопроса, позволяет думать, что действие малых доз антибиотиков на организм животного осуществляется двумя путями: положительное действие на кишечную микрофлору и непосредственное влияние антибиотиков на организм животного.

Известно, что микробиологические процессы, происходящие в кишечнике сельскохозяйственных животных (особенно жвачных), играют огромную роль в пищеварении. Содержание микроорганизмов в пищеварительном канале очень велико (в 1 *г* кала или содержимого рубца может находиться до 1 млрд. различных бактерий), состав их разнообразен. Все эти организмы в процессе жизнедеятельности образуют и выделяют в кишечник различные вещества, которые могут быть полезными или токсичными для животного.

Многие представители кишечной микрофлоры образуют различные витамины, жизненно необходимые аминокислоты и другие полезные биологически активные вещества. Другие группы микроорганизмов продуцируют токсины, третьи выделяют вещества, определенным образом угнетающие жизнедеятельность тех или иных групп микроорганизмов кишечного тракта. В процессе эволюционного развития сложились определенные взаимоотношения между микрофлорой кишечника и организмом хозяина. Эти взаимоотношения складываются, с одной стороны, из полезного и вредного влияния желудочно-кишечных микроорганизмов, с другой стороны, из воздействия защитных сил животного на количественный и качественный состав микрофлоры и в норме представляют собой динамическое равновесие. Очевидно, что любое изменение сложившихся соотношений не может остаться безразличным для организма животного. Активирование вредной микрофлоры ведет к ослаблению животного, полезной — улучшает и оздоровляет организм.

Многочисленные исследования показали, что антибиотики изменяют состав кишечной микрофлоры в направлении, полезном для животного организма. Они подавляют развитие микроорганизмов, вызывающих скрытые инфекции или образующих вредные для животных токсические вещества. Это положение согласуется с известным фактом бóльшей эффективности применения антибиотиков в хозяйствах, где животные содержатся в неблагоприятных условиях. При этом антибиотики действуют как профилактические средства против распространения различных инфекций (вирусных — орнитозы, пситтакозы, пневмонии и бактериальных — пастереллез, инфекционный насморк, кишечные инфекции, сальмонеллоз, энтериты и др.), которые нередко задерживают развитие и увеличивают падеж молодняка. Некоторые микроорганизмы вызывают явление субклинических инфекций, протекающих без видимых признаков, однако значительно замедляют рост животных, понижают аппетит и усвоение пищи. Эта скрытая форма инфекции также устраняется введением антибиотиков в рационы животных.

Широко распространена точка зрения, согласно которой один из возможных путей положительного действия антибиотиков на рост животных связан с динамикой образования, накопления и всасывания витаминов и других биологически активных веществ в кишечнике. Введение антибиотиков в рационы животных создает благоприятные условия для размножения микробов, синтезирующих некоторые витамины (тиамин, рибофлавин, витамины K и B_{12}, фолиевую и пантотеновую кислоты, биотин и др.) и другие неидентифицированные факторы роста, которые могут быть использованы организмом животного.

Введение малых доз антибиотиков в рационы подавляет рост микробов желудочно-кишечного тракта, конкурирующих с организмом животного в потреблении некоторых компонентов пищи (витаминов, жизненно важных аминокислот и др.). В связи с этим при добавке в корм антибиотиков появляется возможность значительно сокращать дорогостоящие витаминные добавки или заменять в рационе животные белки менее дефицитными растительными. Так, по данным О. А. Гавриловой, скармливая цыплятам отечественные препараты витамицина и кормарина, можно сократить содержание витамина A в кормах на 80%, не нарушая при этом процессов роста и развития цыплят.

Имеется обширный экспериментальный материал, подтверждающий благоприятное воздействие ростстимулирующих доз антибиотиков на полезную микрофлору кишечника и подавление вредной микрофлоры. Основываясь на этих данных, некоторые ученые склонны считать, что механизм ростстимулирующего действия антибиотиков заключается в качественном и количественном изменении состава кишечной микрофлоры. С этой точки зрения улучшение роста животных представляется явлением вторичного характера, а не результатом прямого воздействия антибиотиков на обменные процессы животного организма.

С другой стороны, многочисленные работы советских и зарубежных исследователей продемонстрировали стимулирующее действие антибиотиков на животный организм. Вопрос этот еще далек от разрешения. Однако, суммируя

имеющиеся данные, можно сказать, что антибиотики воздействуют на макроорганизм как посредством изменения микрофлоры кишечника, так и в результате прямого влияния на обмен веществ и защитные силы животного организма.

Применение антибиотиков в кормах животных и образование устойчивых форм микроорганизмов. В связи с многолетним массовым применением антибиотиков для стимуляции роста сельскохозяйственных животных выяснилось, что при длительном применении в хозяйстве одного и того же антибиотика эффект его действия постепенно снижается. Снижение ростового действия антибиотиков коррелирует с накоплением в желудочно-кишечном тракте животных антибиотикоустойчивых штаммов микроорганизмов. Например, обнаружено, что добавка антибиотиков в корма животных значительно повышает резистентность кишечной палочки к используемым препаратам, наряду с этим снижается их ростстимулирующее действие. Если учесть, что фактор устойчивости к антибиотикам может быть передан другим чувствительным микроорганизмам, в том числе и патогенным, становится ясно, почему нежелательно это явление.

Известно, что устойчивость микроорганизмов к используемым антибиотикам повышается довольно быстро. Через 5 дней после начала применения стрептомицина его концентрация, угнетающая рост выделенных микробов, составляла 10—58,5 *мкг/мл*, через 15 дней она повысилась до 58,5—117 *мкг/мл*, а через 45—60 дней для подавления роста требовалось уже от 117 до 936 *мкг/мл*.

В настоящее время, когда применение антибиотиков широко распространено, устойчивые к ним формы микроорганизмов встречаются очень часто. Устойчивость в той или иной степени у большинства бактерий наблюдается в отношении почти всех применяющихся антибиотиков. Способность микробов образовывать устойчивые формы значительно снижает эффективность применения антибиотиков, особенно в медицине.

Некоторые ученые (Джакс, Стокстед и др.) считают, что низкие дозы антибиотиков, используемые для стимуляции роста, не могут способствовать возникновению устойчивых штаммов микроорганизмов. Однако многочисленный экспериментальный материал и опыт практического применения антибиотиков в кормах сельскохозяйственных животных свидетельствует о том, что такая опасность существует. Показано образование и накопление устойчивых форм сальмонелл и кишечной палочки в составе кишечной микрофлоры при подкормке животных антибиотиками. Смит и Кребс выделили из носа и поверхности кожного покрова работников ферм, где использовались антибиотики, штаммы стафилококков, тождественные со штаммами, выделенными от животных, которые обладали устойчивостью к антибиотикам, входившим в рационы животных. Подобные наблюдения очень многочисленны. Кроме того, в последнее время появились сообщения об аллергезирующей роли некоторых антибиотиков и продуктов их распада.

Так как большинство антибиотиков, применяющихся для стимуляции роста животных, используются в то же время в качестве терапевтических препаратов, понятна необходимость известных ограничений в использовании некоторых антибиотиков, особенно в немедицинских целях.

Всемирная организация здравоохранения рекомендует использовать для подкормки животных антибиотики, не имеющие медицинской ценности.

В нашей стране вопрос о разграничении препаратов, используемых в медицине и животноводстве, и создании специальных видов препаратов для добавок в корма животных впервые был поставлен профессором Н. А. Красильниковым в 1958 г.

В результате больших и планомерных работ под руководством Н. А. Красильникова и Н. И. Леонова был предложен для использования в качестве стимуляторов роста животных и птиц ряд новых отечественных не применяющихся в медицине препаратов, таких, как витамицин, кормарин, кормогризин.

В настоящее время имеются все основания считать, что кормогризин, витамицин и кормарин могут быть использованы в качестве ростстимулирующих добавок в кормах животных наряду с известными препаратами, имея существенное преимущество, так как сводят к минимуму опасность снижения терапевтического действия основных медицинских антибиотиков.

Кормогризин, витамицин и кормарин рекомендуются для использования в виде высушенных на распылительной сушилке мицелия и культуральной жидкости продуцентов. Таким образом, производство препаратов не требует трудоемкого выделения и очистки индивидуальных ростстимулирующих веществ. Предложенные препараты содержат комплекс биологически активных соединений: антибиотики, витамины, некоторые ферменты и жизненно важные аминокислоты, биологически активные вещества пигментной природы и ряд других неидентифицированных факторов роста. Применение таких комплексных препаратов значительно усиливает ростстимулирующее действие подпороговых концентраций антибиотиков.

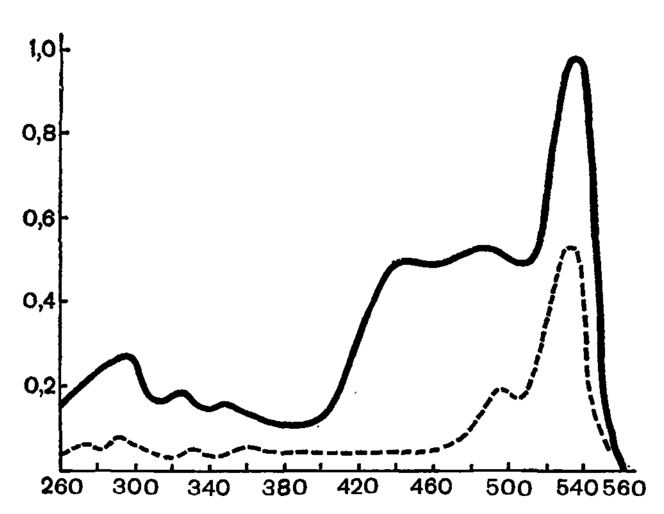


Рис. 196. Спектр поглощения витамицина А и продигиозина в ультрафиолетовом и видимом свете. (По Ю. М. Хохловой.) Сплошной линией показан витамицин А, пунктиром — продигиозин.

Витамицин. Продуцентом витамицина является актиномицет оранжевой группы Act. aureoverticillus 1306, выделенный из залежной почвы Волгоградской области Н. А. Красильниковым, А. И. Кореняко, Н. И. Никитиной и О. И. Артамоновой в 1958 г. Он хорошо растет на разных питательных средах, в том числе и недорогих, выгодных для промышленного производства. Характерной особенностью этого штамма является ярко-оранжевая или ярко-красная окраска колоний, в зависимости от состава среды. Пигменты не диффундируют в среду. Продуцент витамицина имеет спороносцы в виде несовершенных спиралей, часто на конце завиток в 0,5—1,0 оборота, на некоторых средах спороносцы расположены мутовками (голодный агар). Споры продолговатые, овальные, оболочка их гладкая.

Изменчивость культуры в основном проявляется в изменении окраски колоний. Наиболее стабилен продуцент витамицина на овсяной среде. Для получения препарата витамицина используется пигментированная культура.

Продуцент витамицина обладает антибиотическим действием. Он подавляет развитие грамположительных бактерий, стафилококков, сарцин, споровых палочек, микобактерий, некоторых грибов, но не действует на грамотрицательные бактерии.

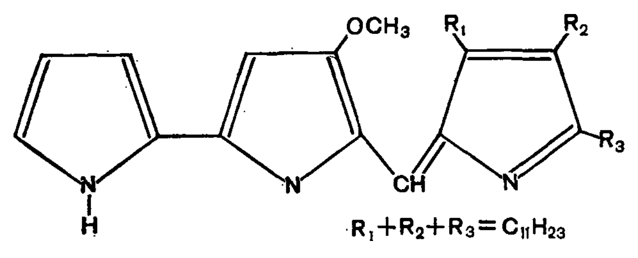


Рис. 197. Структурная формула витамицина *А* (по Ю. М. Хохловой).

Культуральная жидкость вместе с мицелием представляет собой препарат витамицин. Было показано, что биологическая активность препарата коррелирует с яркой окраской актиномицета — продуцента.

Это свидетельствует о том, что некоторые ростстимулирующие соединения витамицина являются веществами пигментной природы. Действительно, отдельные пигментные фракции, выделенные из мицелия продуцента витамицина, обладают биологической активностью. Наиболее активна в этом отношении пигментная фракция, названная витамицином А, ее ростстимулирующее действие, по данным О. А. Гавриловой, составляет примерно 50—60% от суммарного действия цельного препарата.

Ю. М. Хохлова выделила витамицин *А* в кристаллическом виде. Ею определены его основные физико-химические параметры (рис. 196).

Это биологически активное вещество представляет собой трипирролметеновое производное хорошо изученного природного пигмента продигиозина (рис. 197). Наличие пиррольных колец в пигментах типа продигиозина сближает их с такими физиологически важными веществами, как хлорофилл, цитохромы, витамин B_{12}. Эта аналогия в некоторой степени объясняет высокую биологическую активность витамицина А как стимулятора роста. Подкормка витамицином на 8—15% увеличивает привесы животных, откармливаемых на мясо, повышает сохраняемость.

Препарат витамицин не токсичен, он не вызывает каких-либо патолого-морфологических изменений в органах животных даже в дозах, превышающих в 100 раз рекомендуемые для подкормки.

Помимо ускорения роста животных, скармливание витамицина позволяет значительно экономить корма. Ростстимулирующее действие витамицина в максимальной степени проявляется при добавке в рационы, дефицитные по содержанию в них витамина *А*, что часто имеет место в весенне-зимний период. Исключение из рациона до 80% витамина *А* не оказывает отрицательного влияния на развитие молодняка. Это очень ценное свойство, так как витамин *А* плохо сохраняется в кормах и требуется специальное обогащение кормов.

Таким образом, применение витамицина в качестве ростстимулирующих добавок в корма сельскохозяйственных животных и птиц представляется чрезвычайно перспективным. В настоящее время выпуск препарата осваивается промышленностью.

К о р м а р и н. Продуцирует кормарин актиномицет Act. aurigineus 2377, выделенный из песчаника берега Каспийского моря Н. А. Красильниковым с группой сотрудников. Штамм обладает антимикробным действием, он подавляет развитие грамотрицательных и грамположительных бактерий и микобактерий, на грибы и дрожжи не действует. Культура продуцента хорошо развивается на многих питательных средах. При выращивании на средах с овсяной, пшеничной или кукурузной мукой хорошо выражена желто-коричневая или красновато-коричневая окраска колоний. Пигмент водорастворим и диффундирует в среду, которая окрашивается в желтый или красновато-коричневый цвет.

Препарат кормарин, рекомендуемый для подкормки животных, представляет собой культуральную жидкость и мицелий продуцента, высушенные на распылительной сушилке. Кормарин содержит комплекс биологически активных веществ (антибиотик, витамины группы В, аминокислоты, гормоноподобные вещества и другие факторы роста).

Исходный штамм продуцента кормарина обладает сравнительно невысокой антибиотической активностью, которая значительно варьирует в зависимости от состава ферментационной среды.

Препараты кормарина обладают малой токсичностью даже в дозах, в 25 раз превышающих рекомендованные. Показано, что использование кормарина в рационе животных и птиц повышает привесы на 7—18%, повышает выживаемость молодняка, улучшает обмен веществ и показатели усвояемости компонентов корма, улучшает яйценоскость кур (4—12%), снижает затраты корма и, что особенно ценно, белка на единицу привеса. Введение кормарина в рационы позволяет вырастить нормальных, жизнеспособных цыплят и кур-несушек даже при снижении содержания в кормах витамина *A*, каротина на 70—80% по сравнению с принятой нормой за счет усиления белкового обмена и улучшения усвоения питательных веществ. По-видимому, кормарин способствует более рациональному и экономному использованию имеющихся ресурсов витамина *A*.

Приведенные материалы по изучению влияния кормарина на рост животных и птиц позволяют сделать вывод о высокой биологической активности препарата и о возможности его использования в качестве стимулятора роста животных.

К о р м о г р и з и н (г р и з и н). Антибиотик образуется в результате жизнедеятельности актиномицета Act. griseus. Актиномицет хорошо растет на обычных средах с органическими формами азота и на некоторых синтетических средах. Колонии плотные, бесцветные. Спороносцы спиральные. Споры шаровидные или шаровидно-овальные. Помимо гризина, продуцент образует и другие биологически активные вещества: витамины группы В, аминокислоты, ферменты, гормоноподобные вещества и др.

Гризин обладает широким спектром действия: угнетает развитие ряда грамположительных и грамотрицательных микроорганизмов, некоторых фитопатогенных грибов и дрожжей. Установлена высокая терапевтическая активность гризина при амебной дизентерии; антибиотик обладает малой токсичностью.

Гризин относится к антибиотикам пептидной природы и близок к стрептотрицину. Хлоргидрат гризина представляет собой гигроскопический аморфный порошок, хорошо растворимый в воде и метиловом спирте, характеризуется высокой стабильностью и сохраняет активность при нагревании.

Препарат кормогризина предложен для использования в качестве ростстимулирующих добавок в корма. Установлено, что добавка кормогризина в корма животных способствует увеличению привесов и снижению затрат кормов на единицу привеса.

Кормогризин оказывает положительное влияние на обмен веществ у животных (белковый, жировой), увеличивает эффективность использования витаминных добавок, особенно витамина А, что позволяет получать дополнительные привесы при экономии источников витамина А.

Работами Н. И. Леонова с сотрудниками показано, что гризин в дозах, используемых для стимуляции роста, не накапливается в органах и тканях животных. Даже длительное скармливание гризина (60—100 дней) практически не изменяет чувствительности к нему кишечной палочки. Не обнаружено также возникновения перекрестной устойчивости кишечной палочки к другим антибиотикам, как это наблюдается при использовании биомицина, террамицина и других медицинских препаратов. Эффективность применения кормогризина для стимуляции роста животных близка к эффективности известных кормовых препаратов — террамицина и биомицина. В то же время кормогризин выгодно отличается тем, что не используется в медицине и не может способствовать снижению терапевтического действия медицинских антибиотиков.

ПРИМЕНЕНИЕ АНТИБИОТИКОВ В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ

Стремление использовать антагонизм микроорганизмов против фитопатогенной микро-

флоры возникло задолго до открытия антибиотиков. Еще в 20-х годах изучали возможность использования бактерий-антагонистов против возбудителей заболеваний растений.

Положительные результаты получены при использовании некоторых актиномицетов и миколитических бактерий в борьбе с болезнями льна, сеянцев сосны, хлопчатника, овощных культур, садовых косточковых пород и др. Показана также возможность практического применения микробов-антагонистов для общего оздоровления почвы. После открытия антибиотиков они стали применяться для борьбы с заболеваниями растений.

Антибиотики обладают рядом ценных преимуществ в борьбе с фитопатогенными микроорганизмами по сравнению с другими используемыми для этой цели веществами: легко проникают в органы и ткани растений, поэтому их действие в меньшей степени зависит от неблагоприятных климатических условий; обладают антибактериальным действием в тканях растений и сравнительно медленно инактивируются в них; основные антибиотики, используемые в лечебных дозах, нетоксичны для растений.

Особенно широкое распространение в растениеводстве антибиотики получили после того, как стали очевидными неблагоприятные последствия использования ядохимикатов, которые наряду с подавлением фитопатогенной микрофлоры отравляют полезные виды птиц и животных, питающихся опыленными растениями. Попадая из почвы в водоемы, ядохимикаты отравляют рыб и другие виды водной фауны! Все это в конечном счете оказывает вредное влияние на человека.

Антибиотики, в отличие от названных веществ, обладают избирательностью действия и, подавляя развитие фитопатогенных бактерий и грибов, практически безвредны для растений и животных.

Многочисленные экспериментальные исследования показали, что большинство используемых антибиотиков хорошо проникает в ткани растений через корни, стебли, листовую поверхность, впитывается в семена и т. д. Скорость проникновения в растение определяется свойствами антибиотика. Особенно быстро проникают в ткани растений антибиотики нейтральной и кислой природы (хлорамфеникол, пенициллин), медленнее — амфотерные антибиотики (хлортетрациклин, окситетрациклин) и антибиотики-основания (неомицин, стрептомицин).

Проникнув в растение, антибиотик распространяется в его тканях в концентрации, убывающей при удалении от места введения. Пенициллин при введении через корни обнаруживается в верхушечных листьях томатов через 30—40 *мин*, стрептомицин — через 2—3 суток; медленно распространяется в тканях растений хлортетрациклин. Очень плохо проникают в растение и почти не распространяются в тканях грамицидин, мицетин и субтилин.

Концентрация антибиотика в тканях растений зависит от свойств антибиотика, вида растений (что определяет скорость разрушения антибиотика) и от внешних условий. Существуют различные способы введения антибиотиков в ткани растений. Они определяются такими факторами, как вид и размеры растения, стадия его развития, место и способ посадки, характер заболевания. Наиболее широко применяются методы опрыскивания или опыления надземных частей растения, замачивания семян, непосредственной обработки почвы и др.

Один из наиболее эффективных методов — введение антибиотиков через листовую поверхность: листья пораженных растений либо опрыскивают из пульверизатора, либо смачивают при помощи ваты. Этот метод обработки дает хорошие результаты в борьбе с болезнями, возбудители которых развиваются на поверхности и в тканях растений, и может быть рекомендован как для древесных, так и для травянистых видов. Для опрыскивания применяют растворы, содержащие 200 *мг%* антибиотика. Опрыскивание повторяют несколько раз во время наибольшей опасности заболевания. Опрыскивание яблонь и груш раствором стрептомицина применяется в борьбе с бактериальным ожогом (возбудитель Erwinia amylovora). Для борьбы с мучнистой росой огурцов эффективно опрыскивание растений хлорамфениколом.

Широко применяется также опыление растений антибиотиками, которые, попадая на поверхность листьев, растворяются и проникают внутрь тканей. Однако этот метод менее эффективен, чем опрыскивание.

Погружение в раствор антибиотика используется для стерилизации семян растений, которые часто бывают инфицированы фитопатогенными бактериями и грибами, в борьбе с поражением фруктов и клубней корнеплодов. Антибиотик не повреждает зародыша семян. При испытании действия антибиотиков на семена хлопчатника, гороха, фасоли показано, что для стерилизации достаточно погрузить их в раствор антибиотика на 6—8 *ч*, семена клевера и пшеницы — на 2—4 *ч*. Этот метод успешно применялся для обработки семян хлопчатника, зараженных гоммозом (возбудитель Xanthomonas malvacearum). Положительное действие антибиотика на семена сеянцев сосны показано на рис. 198.

При непосредственной обработке почвы антибиотики проникают в ткани растений через

корни. Однако эффективность этого метода значительно снижается из-за быстрого разрушения антибиотиков в почве под влиянием жизнедеятельности почвенной микрофлоры, а также в результате необратимой адсорбции коллоидами почвы.

Метод инъекций, или штамбов, применяют для древесных пород: в стволе дерева просверливают отверстие, в которое помещают ватный или марлевый фитиль, второй конец фитиля погружают в раствор антибиотика. Таким способом внутрь растений вводили различные антибиотики: пенициллин, стрептомицин, глобиспорин, ауреомицин, террамицин, гризин, неомицин и др. Оказалось, что степень насыщения растений антибиотиком различна и зависит от интенсивности всасывания и скорости инактивации антибиотика в тканях. Такие породы деревьев, как яблони, вишни, персики, быстро поглощают антибиотик; клен, липа, береза — очень медленно.

Интенсивность всасывания антибиотика зависит также от возраста растений. Молодые растения более активны в этом отношении. Процесс поглощения антибиотика зависит и от климатических условий: в сухую и теплую погоду он протекает более интенсивно. Распределение антибиотика в тканях растения прямо пропорционально скорости поглощения.

Процесс инактивации антибиотиков в тканях растений протекает менее интенсивно, чем в животных тканях, и в значительной степени определяется видом растения. В животных тканях уже через 1—3 *ч* после введения препарата происходит полное разрушение антибиотика. В тканях черешни, например, антибиотик сохраняет активность в течение четырех суток, в тканях хлопчатника и цитрусовых — в течение 20—25 суток. Длительное время сохраняются антибиотики и в травянистых растениях.

Различие в длительности сохранения антибиотических веществ в тканях растений обусловливается неодинаковой способностью инактивировать их. Сначала происходит исчезновение антибиотических веществ из надземных частей растения, затем из корней. Обнаружено, что небольшое количество антибиотика может выделяться в среду через корневую систему.

Таким образом, быстрое проникновение антибиотиков в растение и распространение в его тканях при сравнительно медленном темпе инактивации позволяют создавать определенное насыщение антибиотиком, необходимое для подавления фитопатогенной микрофлоры.

Многочисленные экспериментальные данные показывают, что биологическая активность антибиотиков проявляется в тканях растений значительно сильнее, чем в тканях животных. Основные применяемые антибиотики (тетрациклины, стрептомицин, неомицин, полимиксин и др.) подавляют большинство видов возбудителей заболеваний растений.



Рис. 198. Действие антибиотика на семена сеянцев сосны:

1 — всходы сосны, семена которых заражены грибом фузариум; 2 — всходы сосны, не зараженные грибом; 3 — всходы сосны, семена которых заражены грибом и обработаны затем антибиотиком.

При выборе антибиотика необходимым условием является отсутствие токсичности. Некоторые антибиотики, такие, как мицетин, клавацин, субтилин, глиотоксин, токсичны для растений даже в сравнительно малых дозах: субтилин угнетает прорастание семян пшеницы и гороха в разведении 1 : 100 000, клавацин подавляет рост корней злаков в разведении 1 : 1 000 000.

Стрептомицин, ауреомицин, террамицин, гризин могут накапливаться в тканях растений в концентрациях до 500—1000 *ед/г* без видимых признаков отравления. Пенициллин даже в дозе 3000 *ед/г* не оказывает токсического действия на растение. Очень же большие концентрации пенициллина (до 5000 *ед/г*) токсичны для растений, вызывают их увядание и прекращение гуттации.

В лабораторных условиях возможны случаи хронического отравления растений даже слаботоксичными антибиотиками, которые применялись длительно и бессистемно. Проявления токсического действия антибиотиков очень разнообразны: задержка роста и развития растения, подавление прорастания семян, угнетение роста корней или надземных частей растения, нарушение процесса образования хлорофилла и др.

В практике высокие дозы антибиотиков обычно не применяются, так как антимикробное действие препаратов проявляется и в значительно более низких дозах. Например, пенициллин подавляет рост бактерий в тканях

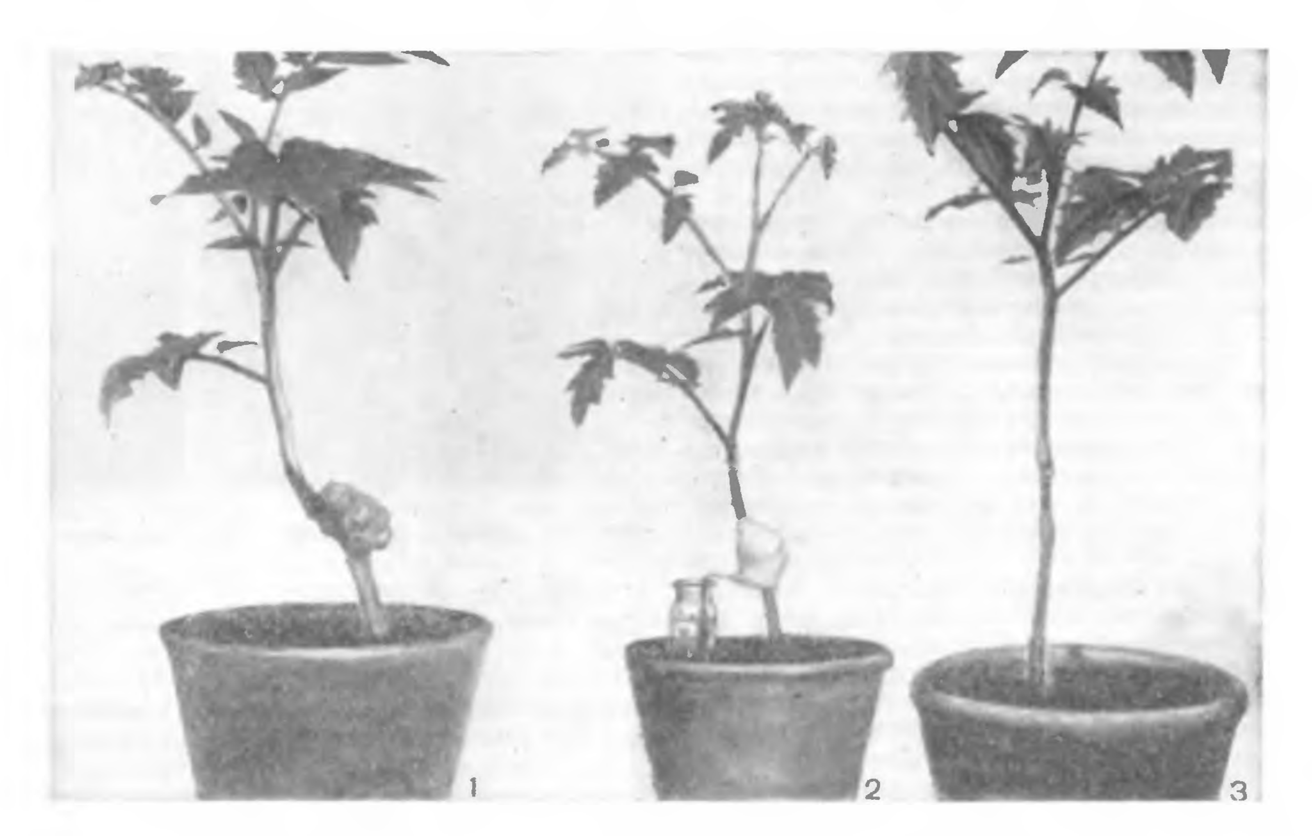


Рис. 199. Действие антибиотика на опухоль томатов, образованную в результате заражения растения Pseudomonas tumefaciens:

1 — больное растение, видна опухоль на стебле; *2* — обработка растения антибиотиком — опухоль покрыта ватным тампоном, фитиль от которого опущен в сосуд с антибиотиком; *3* — растение после обработки антибиотиком: опухоль исчезла.

пшеницы в концентрации 3—10 *ед/г*. Бактериостатическая доза стрептомицина и глобиспорина в тканях растений 5—10 *ед/г*. Лечебная доза антибиотиков средней степени токсичности, например гризеофульвина, — 5 —10 *ед/г*, что составляет $^1/_4$ — $^1/_2$ токсичной дозы для пшеницы.

Использование антибиотиков в растениеводстве основано на их свойстве подавлять развитие патогенной микрофлоры. Кроме того, антибиотики, как и другие микробные метаболиты, могут оказывать непосредственное воздействие на обмен веществ и развитие растений. Антибиотики могут оказывать и стимулирующее влияние на рост и развитие растений, определенным образом активировать отдельные процессы и функции. Чаще всего это действие выражается в ускорении роста растений и повышении прироста зеленой массы (в отдельных случаях на 15—50%). Например, внесение в почву отходов производства пенициллина (мицелия продуцента) положительно влияло на урожай ячменя и зеленой массы. Отмечено стимулирующее влияние хлорамфеникола на яровизацию озимой ржи.

Некоторые антибиотические вещества специфически стимулируют рост и развитие отдельных частей или органов растений. Так, возможна стимуляция роста только корней или надземных частей растения, процессов цветения и плодоношения. Например, обработка хлопчатника препаратом гризина увеличивает число цветков и коробочек на 100% и значительно повышает урожай хлопка. Пенициллин стимулирует рост семян льна, кукурузы, сеянцев яблони и др. Подбирая соответствующие антибиотики, можно избирательно стимулировать те или иные функции растений.

Механизм стимулирующего влияния антибиотиков на жизнедеятельность растительных организмов изучен еще недостаточно.

По-видимому, как и в случае стимуляции роста животных, он складывается по крайней мере из двух факторов: подавления фитопатогенной микрофлоры, что благоприятно влияет на рост и развитие растений, и определенного воздействия на обменные процессы, что способствует активации иммунобиологических свойств. Кроме непосредственного влияния, антибиотики могут оказывать и косвенное воз-

действие на растения, препятствуя возникновению заболеваний, а также определенным образом изменяя состав микробной популяции почвы.

Таким образом, антибиотики обладают всеми свойствами, которые необходимы для лечебных препаратов, применяющихся в растениеводстве. В литературе имеются многочисленные сообщения об успешном использовании антибиотиков в борьбе с различными заболеваниями растений. При этом показано, что антибиотики не только предохраняют растение от поражений, но и оказывают лечебное действие при наличии различных инфекций (фитопатогенные грибы, бактерии и актиномицеты). Антибиотические препараты испытаны при лечении заболеваний фруктовых деревьев, хлопчатника, зерновых и овощных культур, декоративных растений как в лабораториях, так и в производственных условиях. Например, хорошие результаты получены при использовании ауреофунгина в борьбе с грибковыми заболеваниями семян и ложной мучнистой росой. Предпосевная обработка семян хлопчатника антибиотиком позволила в 5—6 раз снизить заболевания хлопчатника гоммозом и вертициллезным увяданием. Перспективно использование антибиотиков в окулировке растений. Черенки, обработанные антибиотиком, практически стерильны, и растения после прививки не заболевают, в то время как контрольные, не обработанные антибиотиком, часто погибают от внесения инфекции. Очень эффективно применение антибиотиков при заболеваниях растений бактериального происхождения: бактериоз яблони и груш, гниль грецкого ореха, бактериальная пятнистость томатов и перца, мокрая гниль картофеля, бактериальная пятнистость бобовых, бактериоз табака, гниение посадок картофеля, бурая гниль кочерыжек капусты, бактериальная пятнистость хризантем и т. д.

В последние годы антибиотики широко применяются в разных странах для борьбы с заболеваниями растений.

Применяемые препараты представляют собой как известные медицинские антибиотики, так и специальные смеси антибиотических веществ. В США, например, выпускают препараты агримицин-100, агристреп, фитомицин, аккострептомицин и другие, которые представляют собой смесь стрептомицина, террамицина низкой степени очистки с другими антибиотиками. Среди новых антибиотиков наиболее перспективны казидомицин, гризеофульвин, цитовиридин. Цитовиридин и пуромицин активны и против вирусных заболеваний растений. Необходимо отметить, что в растениеводстве не требуется применение высокоочищенных препаратов антибиотиков. Хорошие результаты дает применение так называемых нативных препаратов — культуральной жидкости продуцентов.

Наряду с использованием известных антибиотиков найдены новые антибиотические вещества для растениеводства. В Японии широко применяется (до 400 *T* в год) новый актиномицетный антибиотик — бластомицин, очень эффективный против грибных заболеваний риса. В Индии для подавления грибных инфекций риса и хлопчатника используют ауреофунгин (до 100 *T* в год). В Канаде используют новый антибиотик Р-49, подавляющий развитие ржавчины злаков.

Очень эффективен в борьбе с грибными и бактериальными заболеваниями растений (гоммоз хлопчатника, бактериальное увядание абрикоса и др.) отечественный антибиотический препарат гризин.

Использование антибиотических препаратов в растениеводстве дает значительный экономический эффект. Однако применение в народном хозяйстве, в том числе в растениеводстве, антибиотиков должно проводиться с известной осторожностью. Опыт последних лет свидетельствует о том, что широкое распространение антибиотиков способствует возникновению устойчивых к ним форм патогенных микроорганизмов. Особую ценность для использования в борьбе с фитопатогенной микрофлорой представляют антибиотические препараты, не используемые в медицине. Их набор должен непрерывно пополняться новыми антибиотиками.

ПРИМЕНЕНИЕ АНТИБИОТИКОВ В ПИЩЕВОЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ

Одной из важнейших мер, принимаемых для хорошего сохранения пищевых продуктов, является борьба с развитием микроорганизмов. Для этой цели применяются консервирование, сквашивание, кипячение, замораживание продуктов, что изменяет их свойства и значительно снижает пищевую ценность.

Применение антибиотиков, обладающих мощным антибактериальным действием и сравнительно малой токсичностью для организма человека, позволяет сохранять пищевые продукты без потери их питательной ценности. Наиболее эффективны для этой цели антибиотики с широким спектром действия (хлортетрациклин, окситетрациклин, хлорамфеникол). При испытании их действия на различные микроорганизмы, выделенные из испорченного мяса, антибиотики подавляли развитие 70—80% штаммов.

Антибиотики используют для консервации мяса, рыбы, птицы, молока, плодов, овощей и др. Сохранение свежего мяса, рыбы и птицы затруднено из-за того, что эти продукты —

идеальная среда для развития микроорганизмов.

Антибиотик скармливают животным непосредственно перед убоем или вводят его под давлением в сонную артерию сразу же после убоя. Это позволяет увеличить срок хранения свежего мяса до 2—3 суток и улучшить его внешний вид, запах, окраску. Эффективно также опрыскивание разделанных и охлажденных говяжьих туш раствором антибиотика. Добавка антибиотика удлиняет срок хранения мясного фарша.

Применение антибиотиков позволяет значительно удлинить сроки хранения свежей рыбы (особенно при длительной транспортировке). Рыбу погружают в раствор антибиотика (концентрация 5—100 *мг/л*) на 1—5 *мин* или в охлажденную морскую воду (1—1,5 °С), содержащую 2 *мг/л* антибиотика. Увеличиваются также сроки хранения рыбы при содержании ее на дробленом льду, содержащем 1—2 *мг/л* хлортетрациклина.

Подобные методы (погружение в раствор антибиотика или хранение на льду с антибиотиком) применяют для удлинения сроков хранения птицы. В отдельных случаях сроки хранения удается увеличить в 2—3 раза.

Применение антибиотиков при хранении и транспортировке молока без охлаждения позволяет удлинить сроки хранения до четырех суток при 30 °С. Смесь патулина с хлортетрациклином предохраняет молоко от порчи в течение 10 суток. Необходимо отметить, что и при хранении молока наиболее эффективными оказались тетрациклиновые антибиотики, хлорамфеникол, пенициллин. При дальнейшем использовании молока необходимо инактивировать добавленный антибиотик: пенициллин — добавкой пенициллиназы, хлортетрациклин — трехзамещенного фосфата натрия; выдерживают молоко при этом в течение нескольких часов при 20 °С.

Инактивацию антибиотиков можно не проводить при использовании для обработки молока устойчивых к антибиотикам штаммов микроорганизмов. При производстве и хранении сыров используют антибиотик, который подавляет развитие клостридиальных и других форм бактерий, участвующих в процессе порчи сыров.

Возможно применение антибиотиков и при изготовлении овощных консервов, в этом случае часто используют антибиотики, полученные из высших растений (фитонциды).

Антибиотики применяют в тех случаях, когда требуется подавить развитие нежелательной вредной микрофлоры. Например, в виноделии для подавления роста бактерий, образующих слизистые вещества, и диких дрожжей используют пенициллин, хлортетрациклин, бацитрацин.

Во всех случаях применения антибиотиков для консервирования пищевых продуктов необходимо учитывать возможность попадания их в небольших количествах в организм человека. Показано, что в 200 *г* консервированного мяса (с применением антибиотика) содержится примерно $^1/_{1000}$ часть суточной лечебной дозы препарата. Хотя такие подпороговые дозы и не проявляют фармакологического действия, они могут влиять на чувствительность макроорганизмов. Поэтому необходимо обращать особое внимание на удаление антибиотиков перед окончательным приготовлением пищевых продуктов.

Кроме того, в пищевой промышленности желательно использовать антибиотики, не применяющиеся в лечебных целях.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ, ОБРАЗУЕМЫЕ БАКТЕРИЯМИ

Микроорганизмы в процессе жизнедеятельности вырабатывают разнообразные соединения, имеющие важное значение для жизни высших организмов — растений, животных и других микроорганизмов.

Соединения, являющиеся продуктами жизнедеятельности микроорганизмов, называются микробными метаболитами. Многие из них вызывают значительные изменения в живом организме, влияют на рост и развитие, нарушают обмен веществ или отдельные физиологические функции организма.

Органические вещества разнообразной химической природы, обладающие активностью в очень малых концентрациях (0,001—0,0001 *мкг/мл*) и большой специфичностью действия, называют физиологически активными соединениями. Часть из них является регулятором роста растений: ауксины, кинетины, гиббереллины.

К физиологически активным веществам относят также ферменты, витамины, аминокислоты, антибиотики, пуриновые и пиримидиновые основания, гормоны, токсины и др.

Мир микробов — богатейший источник разнообразных физиологически активных веществ. Возможности микроорганизмов поистине неисчерпаемы. В настоящее время известно большое количество микробных метаболитов. С каждым годом наука открывает новые ценные соединения, некоторые из них ранее не были известны органической химии.

Получение микробных метаболитов открыло новую страницу в учении о микробах.

На основе использования микроорганизмов для получения ценных физиологически активных соединений была создана микробиологическая промышленность. С помощью микроорганизмов получают быстрее, проще, а главное, дешевле различные вещества, применяемые в самых разнообразных отраслях народного хозяйства — медицине, пищевой промышленности, в сельском хозяйстве и т. д.

Но и до сих пор много важных биологически активных соединений микробного происхождения нам, вероятно, неизвестно. Способность микроорганизмов синтезировать самые разнообразные соединения огромна и до конца не изучена. Много новых, полезных для человека метаболитов еще предстоит открыть.

Стимуляторы роста растений. Гиббереллины и гиббереллиноподобные вещества. Бактерии наряду с другими группами организмов обладают способностью стимулировать рост растений, оказывать влияние на их развитие. Это действие вызывается особыми веществами — стимуляторами, которые продуцируют микроорганизмы. Из них наиболее известны гиббереллины. Впервые гиббереллины были выделены японскими учеными из гриба Fusarium (Gibberella) fujikuroi, но затем были обнаружены и в некоторых бактериях. По наименованию гриба они и получили свое название.

В настоящее время известно до 30 гиббереллинов. Это соединения очень сложного химического строения. Все гиббереллины похожи по своему строению, имея один и тот же остов — «скелет», но даже небольшие отличия в структуре молекулы приводят к существенным различиям в физиологических свойствах. Наибольшей физиологической активностью облада-



Рис. 200. Действие гиббереллина на рост и развитие рудбекии (с л е в а — растения, обработанные гиббереллином, с п р а в а — контрольные).

ет гиббереллин A_3 — г и б б е р е л л о в а я к и с л о т а.

Ввиду чрезвычайной сложности строения молекулы химический синтез их представляет большие трудности, преодолеть которые пока не удается.

Гиббереллины, найденные в культурах микроорганизмов, проявляют необычайно высокую и разностороннюю физиологическую активность в отношении высших растений. В определенных условиях некоторые растения заметно ускоряют рост при концентрации гиббереллина 0,0001 *мг*, т. е. одной десятимиллиардной части грамма! Нет ни одного жизненно важного процесса цветкового растения, на который бы обработка гиббереллином не оказывала влияния.



Рис. 201. Стимулирующее действие гиббереллина на рост и цветение примулы. С л е в а — растение, обработанное гиббереллином; с п р а в а — контрольное.

Гиббереллин резко стимулирует рост растений, ликвидирует карликовость, прерывает период покоя почек и клубней, вызывает образование бессеменных плодов и влияет на целый ряд других процессов.

Гиббереллин стимулирует также образование листьев, значительно увеличивает площадь листовых пластинок.

Поразительно действие гиббереллина на рост стеблей — это вещество вызывает удлинение стеблей за счет вытягивания междоузлий, особенно эффективно действие гиббереллина на карликовые сорта. В результате обработки этим стимулятором получали растения, в несколько раз превосходящие по высоте нормальные. Например, табак достигал пятиметровой высоты, конопля была выше роста человека, некоторые сорта декоративной капусты вырастали высотой около 2 *м*, а рис необыкновенно сильно вытягивался. Однако такое резкое вытягивание стеблей не всегда бывает нужно и полезно, так как стебли становятся менее прочными и растения погибают. Но это можно регулировать определенной дозой гиббереллина, различными способами и сроками обработки растений (рис. 200).

Исключительно интересным является специфическое действие гиббереллина на растения-двулетники. Эти растения в первый год роста образуют розетку листьев и корнеплоды, а после перезимовки на второй год плодоносят. Но если их обработать раствором гиббереллина, то в первый же год двулетники зацветают и плодоносят.

Стимуляция цветения — еще более поразительное свойство гиббереллина.

Гиббереллин используют в декоративном цветоводстве — после опрыскивания соцветий раствором этого вещества увеличивается число цветоносцев и цветков. Например, цветы гортензий и примулы гораздо крупнее, чем обычно (рис. 201).

Исключительно эффективно действие гиббереллина на виноград, особенно на бессеменные сорта. При опрыскивании соцветий винограда гиббереллином в концентрации 10 *мг/л* получают грозди, по величине и массе в 1,5—2 раза превосходящие контрольные (рис. 202). При этом значительно увеличивается размер ягод, повышается их сахаристость.

Гиббереллин оказывает стимулирующее влияние на такую важную техническую культуру, как конопля, а также на рост чая и табака.

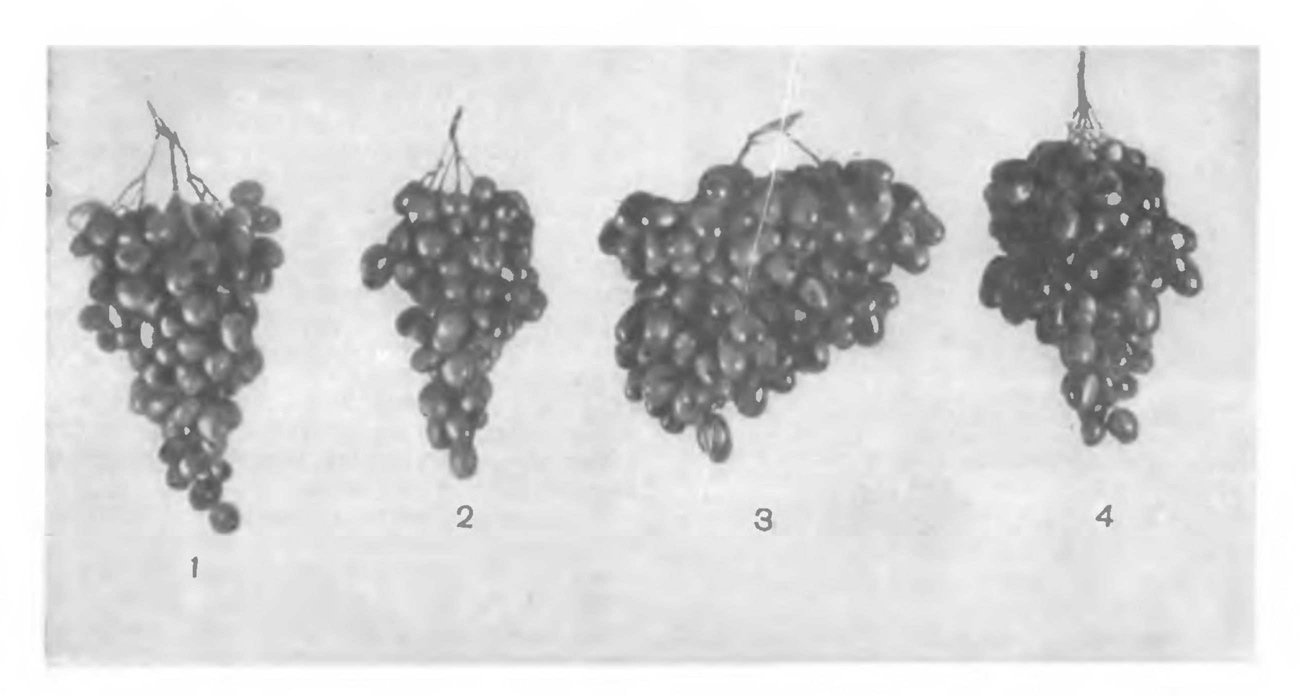


Рис. 202. Действие гиббереллина на виноград (кишмиш черный).
Левые две грозди (1, 2) — контрольные, правые (3, 4) обработаны гиббереллином.

Обработка им конопли удлиняет стебель в 1,5 раза, не уменьшая толщину. В результате этого увеличивается выход более длинного волокна, а прочность его не только не снижается, но даже повышается. Обработка гиббереллином чайных кустов и табака способствует образованию новых побегов и листьев. Кроме того, снижается вредное влияние осеннего похолодания, тормозящего рост чайных кустов; в результате урожай зеленой массы значительно повышается.

Гиббереллин используют для ускорения выращивания солода, применяемого в производстве пива.

Помимо гиббереллинов, микроорганизмы в процессе жизнедеятельности образуют вещества иной химической природы, обладающие значительным стимулирующим действием на растения. Поэтому их часто называют гиббереллиноподобными веществами. Такие вещества, ускоряющие рост и развитие растений, были выделены из бактерий, актиномицетов и других групп микроорганизмов.

Среди стимуляторов давно известны и хорошо изучены ауксины, которые вызывают растяжение и ускоряют рост клеток. Их производство синтетическим путем (в отличие от гиббереллинов) уже налажено.

Особенно заметное стимулирующее действие ауксины оказывают на рост корней. Важнейшим среди них является гетероауксин — β-индолилуксусная кислота (ИУК).

ИУК применяется в сельском хозяйстве для ускорения образования корней у черенков различных растений, например цитрусовых, для укоренения саженцев.

Токсины. Некоторые бактерии образуют токсические вещества — токсины — соединения разнообразной химической природы, обладающие высокой физиологической активностью. Они значительно подавляют рост и развитие растений (рис. 203). Действие токсинов весьма существенно отражается на животных. Они оказывают значительное влияние на различные стороны обмена веществ живого организма, подавляя различные физиологические функции. Некоторые токсические вещества действуют также на микробную клетку.

Токсины могут быть различного химического состава и различного биологического действия. Особый интерес представляют токсины специфического действия, т. е. избирательно подавляющие рост определенных видов растений (особенно сорняков) или специфически действующие на насекомых.

Витамины. Витамины представляют собой группу сравнительно низкомолекулярных органических соединений разнообразного химического строения, объединяемых по признаку их строгой необходимости для питания



Рис. 203. Ингибирующее действие токсинов актиномицетов на проростки хлопчатника. К, $К_1$ — семена хлопчатника, обработанные токсином: слева — контроль.

человека и животных. Витамины требуются в малых количествах и выполняют в организме те или иные каталитические функции, так как входят в состав ферментов.

Микроорганизмы обладают способностью к синтезу различных витаминов. Бактерии, актиномицеты в определенных условиях могут накапливать в среде значительные количества этих веществ. Активность различных видов микробов разнообразна в отношении синтеза витаминов. Каждый вид синтезирует только определенные витамины. Известны микробы, синтезирующие витамины B_1, B_2, биотин, пантотеновую кислоту, пиридоксин, никотиновую кислоту и др. Многие виды бактерий и актиномицетов, окрашенные в красно-розовый, красно-оранжевый или желтый цвет, образуют предшественников витаминов, так называемые провитамины — каротины и каротиноиды. Бактерии, микобактерии, актиномицеты, метанобактерии могут синтезировать витамин B_{12}, который имеет важное значение для организма человека и животного, так как применяется при лечении злокачественной анемии.

Витамины необходимы и для медицины, и для сельского хозяйства. Уже давно витамины получают в основном путем извлечения их из натурального сырья. Позже были разработаны методы химического синтеза ряда витаминов, применяемые сейчас главным образом в производстве медицинских витаминных препаратов. Использование витаминов в животноводстве как добавок в корма требует массового производства. В этих условиях оба способа оказываются во многих случаях невыгодными. Извлечение витаминов из натурального сырья связано с расходованием ценных пищевых продуктов (например, витамин B_{12} извлекают из сырой печени крупного рогатого скота, β-каротин из моркови и т. д.), а химический синтез, отличающийся в ряде случаев сложностью, делает конечные продукты слишком дорогими.

Микробиологический синтез ряда витаминов экономически более выгоден, чем другие способы их получения. В настоящее время витамин B_{12} получают только микробиологическим путем, налажен также промышленный метод биосинтеза витамина B_2, применяемый сейчас вместе с химическим синтезом. Микробиологическим способом получают β-каротин — провитамин витамина A_1.

Пигменты. Многие микроорганизмы в процессе жизнедеятельности выделяют красящие вещества — пигменты, придающие культуре разнообразный цвет. Микробы образуют самые различные по цвету пигменты — в культурах микроорганизмов можно встретить всю гамму цветов и оттенков.

Красные пигменты образуются некоторыми бактериями, актиномицетами. Наиболее яркий красный пигмент выделяет широко распространенная в воздухе и воде неспороносная бактерия Bacterium prodigiosum, по наименованию вида бактерии пигмент получил название продигиозин. Он окрашивает колонии в ярко-красный цвет. Желтые пигменты встречаются в культурах стафилококков, микрококков, сарцин, микобактерий.

Синие пигменты выделяются синегнойной палочкой — Bact. pyocyaneum (пигмент называется пиоцианин), микробами синего молока — Bact. syncyaneum (синцианин), а также актиномицетами вида Act. violaceus, один из пигментов которых назван мицетином. Фиолетовые пигменты характерны для некоторых бактерий и актиномицетов фиолетовой группы.

Черные и коричневые пигменты встречаются в культурах некоторых почвенных бактерий, например азотобактера — микроорганизма, способного фиксировать азот атмосферы и тем самым обогащать почву азотом. Группа бурых актиномицетов образует бурые пигменты меланоидного характера. Черные пигменты чаще встречаются в культурах грибов.

Одни из пигментов локализуются в цитоплазме микробов, другие — только в оболочке, а третьи — выделяются микроорганизмами во внешнюю среду.

Количество пигментов, синтезируемых микробами, может быть различно: одни микробы выделяют только один пигмент, другие — несколько, что придает различные оттенки тем или иным культурам бактерий.

Яркость микробных пигментов и их образование тесно связаны с условиями питания и культивирования микробов. Как правило, условия, способствующие хорошему росту микробов, стимулируют и образование ими пигментов.

Химическая природа пигментов очень разнообразна, иногда очень сложна, у многих до сих пор не изучена. Функции пигментов различны.

Некоторые из пигментов обладают антибиотическим действием и фактически являются антибиотиками, например мицетин из культуры актиномицета Act. violaceus, нигрозин из Bact. niger, пиоцианин из Bact. pyocyaneum, продигиозин из Bact. prodigiosum и др. Такие пигменты, как каротиноиды, играют роль в окислительных процессах в клетке, некоторые являются стимуляторами. Одним из актиномицетов выделяется пигмент — витамицин, который стимулирует рост животных.

Особое значение среди пигментов микробов имеют каротиноидные пигменты, к которым принадлежат пигменты микроорганизмов, имеющие красно-розовую, красно-оранжевую и желтую окраску.

Способность синтезировать каротиноиды свойственна широкому кругу микроорганизмов: бактериям, актиномицетам, дрожжам, грибам.

Каротиноиды представляют собой обширную группу соединений, молекула которых состоит из циклического кольца (или колец) и длинной углеводородной цепочки с непредельными связями. Такая структура молекулы дает возможность образования множества стереоизомеров, т. е. аналогичных по химическому составу соединений, но различающихся по расположению в пространстве тех или иных радикалов (группировок). Биологически наиболее активен β-каротин, который является предшественником витамина A_1 и носит название провитамина A_1.

Витамин A образуется из каротина под действием ультрафиолетового света, а также в организме животного. Поэтому β-каротин и каротиноиды используют как добавки в корма животным, а также в некоторые пищевые продукты для обогащения их ценными соединениями, из которых образуются витамины.

Аминокислоты. Многие микроорганизмы способны синтезировать аминокислоты.

Аминокислоты — важнейшие органические соединения, содержащие азот, являющиеся основными строительными «кирпичиками» белка. Аминокислоты необходимы для синтеза биологических катализаторов — ферментов. Ни одна химическая реакция в организме не протекает без ферментов. Поэтому обмен веществ живого организма невозможен без аминокислот. В центре обмена веществ организма стоит белковый обмен. Рост, развитие организма, передача наследственности, изменчивость — все это связано с синтезом белков. Поэтому значение аминокислот — основных структурных единиц белка — трудно переоценить. При нарушении белкового обмена в организме животного и человека наступают патологические явления, связанные с недостатком тех или иных аминокислот.

Часть аминокислот организмы животного и человека синтезируют сами, а некоторые, необходимые как человеку, так и животным, не синтезируются или синтезируются недостаточно быстро, чтобы удовлетворять потребности в них организма. Поэтому такие соединения надо вводить в организм с пищей или кормом. Аминокислоты, которые организм человека или животных не может синтезировать, но которые необходимы для нормальной жизнедеятельности, называются незаменимыми.

Животные белки богаты аминокислотами, они полноценны. Низкая питательная ценность белков растительного происхождения, например хлебных злаков, объясняется отсутствием или недостатком в них важных незаменимых аминокислот. Так, пшеница и рис бедны лизином и треонином, кукуруза — лизином и триптофаном, бобы и горох — метионином. Биологическая ценность растительных белков может быть значительно повышена путем добавления тех или иных недостающих аминокислот.

В пище населения некоторых стран преобладают белки растительного происхождения (до 90%). Недостаток в полноценных белках приводит к тяжелым заболеваниям (особенно детей).

Учитывая огромное значение злаков в мировой экономике и заметное улучшение качества белков зерна при добавлении недостающих аминокислот, можно предполагать, что свободные аминокислоты будут играть значительную роль в попытках восполнить общий недостаток ценных белков на Земле.

Аминокислоты используются в медицинской практике. Аминокислотная терапия применяется в послеоперационные периоды и при тяжелых ожогах.

Широко используются аминокислоты в пищевой промышленности для повышения питательных и вкусовых качеств продуктов. Соль глутаминовой кислоты — глутамат натрия — называют «фактором вкуса»: при его добавлении пищевые продукты приобретают более высокие вкусовые качества. Аминокислоты используют при составлении синтетической пищи.

Аминокислоты все шире используются в сельском хозяйстве для подкормки животных, особенно молодняка. Рационально сбалансированное питание животных в настоящее время не мыслится без использования аминокислот. Аминокислоты в рационе животных и птиц резко сокращают расход белка и корма вообще, увеличивают суточный привес и укорачивают период откармливания.

В области микробиологии аминокислоты получили широкое применение для приготов-

ления сред, например при выращивании тканевых культур, для приготовления вакцин.

Аминокислоты используются в качестве исходного материала при синтезе пептидов, гормонов, антибиотиков.

Посредством полимеризации аминокислот, прежде всего глутаминовой кислоты и аланина, предполагают получать синтетические волокна.

Помимо описанных практических сторон биосинтеза аминокислот микроорганизмами, они необходимы для решения ряда теоретических вопросов. Потребности народного хозяйства в аминокислотах огромны.

До недавнего времени аминокислоты вырабатывали в основном из растительных и животных белков путем их гидролиза. На это затрачивалось огромное количество ценного пищевого сырья. Химически синтез аминокислот очень сложен и дорог, а главное — при химическом синтезе получаются рацематы — биологически неактивные формы аминокислот.

Поэтому огромное значение приобретает синтез аминокислот с помощью микроорганизмов.

Как показали исследования зарубежных и советских ученых, микроорганизмы при росте на простых синтетических питательных средах с сахарами (в качестве источников углерода) и солями аммония или мочевины (в качестве источника азота) способны в определенных условиях выращивания накапливать в среде значительное количество (десятки граммов на 1 *л* среды) тех или иных аминокислот.

Это удивительное свойство микроорганизмов — выделять в среду, «выбрасывать» столь необходимые для жизни самой микробной клетки соединения, которые идут на построение белка. Человек заинтересован в том, чтобы микроорганизмы продуцировали как можно больше аминокислот; для этого получают так называемые «мутанты» — микробы с измененными свойствами. Микробную клетку обрабатывают различными химическими соединениями или облучают ультрафиолетовым светом; в результате происходят изменения в обмене веществ, и микроорганизмы начинают выделять нужные для человека соединения.

Так были получены многие активные продуценты. Так, Micrococcus glutamicus и Brevibacterium divaricatum выделяют до 50—60 *г* на 1 *л* питательной среды глутаминовой кислоты; Brevibact. monoflagellum и Br. pentosoalaninicum — до 50 *г/л* аланина; мутанты продуцентов лизина выделяют его до 30 *г/л*, валин накапливается в среде активными штаммами — около 20 *г/л*. Гораздо меньше (4—10 *г/л*) образуют микробы триптофана — важнейшей, необходимой для животного организма аминокислоты, которую человек и животные сами не могут синтезировать.

Способность микробных клеток образовывать повышенное количество аминокислот успешно используется для получения аминокислот в промышленном масштабе.

Гормоны. Микроорганизмы используются и для получения гормонов.

Гормоны представляют собой сложные органические соединения, играющие важную роль в животном организме: они регулируют многие жизненно важные процессы — развитие, созревание, рост, процессы, управляющие обменом веществ. Стероидные гормоны влияют на работоспособность организма, сопротивляемость неблагоприятным внешним условиям, препятствуют преждевременному старению.

Благодаря мощному и разнообразному физиологическому действию многие из стероидных гормонов представляют высокую ценность как лечебные препараты.

Для медицинских целей гормоны получают из желез внутренней секреции животных. Но для того чтобы получить 1 *г* гормона, нужно забить несколько тысяч голов скота.

Химический синтез гормонов очень сложен.

Микробы используются для получения гормонов. Если в среду, где растет микроорганизм, добавить определенное вещество, то уже через несколько часов образуется соединение с гормональными свойствами, обладающее высокой физиологической активностью. Это происходит потому, что микроорганизмы «изменяют» строение молекулы вещества, которое было внесено в среду. С помощью важных химических реакций соединение приобретает ценные биологические свойства. Этот процесс, осуществляемый микробами, называется трансформацией.

Способность к трансформации стероидов обнаружена у многих микроорганизмов: бактерий, актиномицетов, дрожжей, грибов.

Так, с помощью микроорганизмов могут быть получены кортизон и гидрокортизон, преднизон и преднизолон — ценные препараты гормонального действия, широко используемые в лечебной практике.

Алкалоиды. С помощью микроорганизмов в настоящее время можно получать некоторые алкалоиды — вещества растительного происхождения, являющиеся сложными гетероциклическими азотистыми основаниями и обладающие чрезвычайно высокой физиологической активностью; они оказывают сильное действие на животный организм. Многие из них являются ядами. Большинство алкалоидов парализуют и угнетают нервную систему, например кокаин, кураре, морфин, атропин. Некоторые из них продуцируют микроорганизмы.

В лабораторных условиях с помощью микроорганизмов получают алкалоиды спорыньи —

эргоалкалоиды. Спорынья распространена на ряде злаков, вызывая их заболевание; рожки спорыньи можно увидеть на каждом поле при созревании злаков. Рожки собирают вручную, обрабатывают химическим путем. Такой способ получения эргоалкалоидов трудоемок и не всегда может удовлетворять потребность медицины в этом алкалоиде.

Некоторые культуры грибов при выращивании на искусственных питательных средах могут синтезировать эргоалкалоиды.

Большой интерес представляют алкалоиды типа атропина. В зерне пшеницы и других злаков, хранившихся при неблагоприятных условиях, образуются токсические вещества. В таком зерне были найдены алкалоиды атропиновой группы, которые продуцируются развивающимися в зерне бактериями. Из культур этих бактерий были получены вещества типа атропина.

Ферменты. Ферменты — биологические катализаторы — образуются в живом организме и отличаются необычайной мощностью каталитического действия и высокой специфичностью действия. Эти свойства ферментов обусловлены тем, что они являются белками.

Микроорганизмы, обладающие очень интенсивным обменом веществ, имеют активный ферментативный аппарат. Они синтезируют самые разнообразные ферменты, которые могут катализировать разложение и синтез всех органических веществ, входящих в живую клетку.

Часть ферментов содержится внутри клетки — эндоферменты, некоторые выделяются микроорганизмами в среду — экзоферменты.

Ферменты имеют большое практическое значение, так как многие отрасли промышленности — хлебопечение, виноделие, пивоварение, выработка спирта, сыроделие, производство чая, органических кислот, аминокислот, изготовление витаминов и антибиотиков и многие другие — основаны на использовании различных ферментативных процессов.

Поскольку каталитическое действие ферментов отличается исключительной эффективностью и специфичностью, не имеющей себе равных при неферментативном катализе, химики стремятся создать новые, более совершенные катализаторы для промышленности, изучая ферменты как модель.

Препараты ферментов находят все большее применение не только в промышленности, но и в сельском хозяйстве, медицине, научно-исследовательской работе.

С помощью ферментных препаратов лечат ожоги, некрозы, их используют в гинекологической и хирургической практике, косметике. В животноводстве использование ферментов способствует повышению усвояемости организмом скота грубых кормов и приводит к увеличению привеса животных и птиц. Применение фермента кератиназы для удаления шерсти с перерабатываемых шкур вызвало революцию в производстве натуральной кожи.

Ферменты нашли широкое применение в текстильной промышленности и пищевой отрасли (для улучшения качества мясных продуктов, повышения стабильности фруктовых соков).

За последние годы с помощью высокоочищенных ферментных препаратов, расщепляющих строго определенные химические связи, удалось расшифровать структуру ряда белков и нуклеиновых кислот.

Большие потребности в ферментах, необходимость их практического применения вызвали к жизни новую отрасль промышленности — ферментную. Для получения ферментов сейчас все шире пользуются микробиологическим синтезом. Способность к образованию нужного фермента или комплекса ферментов у микроорганизмов можно повысить с помощью методов селекции или путем подбора оптимальной среды, температуры, аэрации. Этими факторами можно не только в несколько раз повысить выход ферментов, но и регулировать состав образующихся соединений.

Продуцентами многих ферментов, которые получают сейчас в производстве, являются грибы. Бактерии и актиномицеты также используются для этой цели. Например, амилазы — ферменты, которые используются в хлебопечении,— получают из грибов и бактерии Bac. subtilis; протеолитические ферменты, расщепляющие белки, — из актиномицета Act. griseus; кератиназа и протеиназа продуцируются актиномицетом Act. fradiae.

Пектинолитические ферменты, расщепляющие пектиновые вещества в растениях, используются при мочке льна. Хорошими их продуцентами являются анаэробные бактерии (процесс идет в анаэробных условиях). Целлюлазы, разрушающие клетчатку и потому используемые для приготовления кормов, продуцируются в очень активной форме целлюлазными бактериями.

Нуклеазы — группа ферментов, участвующих в разложении нуклеиновых кислот, — широко используются для расшифровки строения рибонуклеиновой кислоты (РНК). Нуклеазы были получены из культур актиномицетов, микобактерий и других микроорганизмов.

Этот список можно было бы продолжить, и, вероятно, он очень расширится в ближайшие годы, так как изучение ферментов микроорганизмов и ферментная промышленность развиваются быстрыми темпами.

БАКТЕРИОФАГИ И АКТИНОФАГИ

Во второй половине прошлого столетия учеными-микробиологами было открыто большинство бактерий, вызывающих заболевания человека, животных и растений. Были разработаны методы выделения этих бактерий и размножения их на искусственных питательных средах.

В то же время микробиологи обратили внимание на ряд инфекционных заболеваний человека и животных (оспа, бешенство, корь, краснуха и др.), а также растений, при которых бактериальные методы выяснения их возбудителей оказались непригодными.

Выходом из тупика, в котором очутилась микробиологическая наука, послужило открытие, сделанное русским ученым Д. И. Ивановским. В 1887 г. он, будучи еще студентом Петербургского университета, поехал на Украину и в Молдавию, где изучал причины мозаичной болезни табака, которая причиняла большой ущерб табачным плантациям южных районов. Свои исследования он проводил в течение нескольких лет и после окончания университета. В результате тщательного изучения этого заболевания Д. И. Ивановский показал, что оно вызывается специфическим возбудителем, состоящим из мельчайших частиц, или корпускул, которые по своим размерам значительно меньше бактерий.

Листья табака, пораженного мозаикой, он растирал в ступке и затем полученную массу фильтровал через специальные бактериальные фильтры, не пропускающие бактерий. Полученная после фильтрации прозрачная жидкость не содержала видимых в обычном микроскопе частиц. Но при нанесении ее на царапины, сделанные на поверхности здоровых листьев табака, растение заболевало мозаичной болезнью. Этот прием можно было повторять много раз.

Результаты исследований Д. И. Ивановского были опубликованы в 1892 г. в книге «О двух болезнях табака». В этой работе впервые в истории микробиологии было показано, что в природе существует особый мир мельчайших возбудителей инфекционных заболеваний. Эти возбудители проходят через бактериальные фильтры, невидимы в обычном микроскопе, не растут на тех средах, которые применяются для выращивания бактерий, и способны размножаться только в организме человека, животных и растений.

Эти мельчайшие организмы получили название фильтрующихся вирусов или вирусов.

Блестящее открытие Д. И. Ивановского ознаменовало новую эпоху в развитии микробиологии и заложило основы новой науки — вирусологии. Открытие первого вируса — возбудителя мозаики табака — было толчком к проведению широких исследований в области вирусологии.

Пользуясь предложенным Д. И. Ивановским методом, ученые стали открывать один за другим вирусы, вызывающие различные заболевания человека, животных и растений. В конце XIX — начале XX в. стало известно, что в природе существуют также вирусы, которые поражают бактерии и при этом вызывают распад (лизис) их клеток. Эти вирусы получили название бактериофагов — «пожирателей бактерий».

Явление лизиса, или распада, микробной клетки было известно давно. Оно может быть вызвано различными физическими и химическими факторами. В ряде случаев распад может происходить на определенном этапе развития микробной клетки как нормальный физиологический процесс ее старения. Однако имеется принципиальное различие между распадом клетки, вызванным бактериофагами, и химическими факторами. В первом случае происходит размножение бактериофага, вызывающего лизис, что не происходит при распаде клетки под влиянием физических и химических факторов.

Одним из первых, кто наблюдал и детально описал явление лизиса у бактерий, был один из основоположников отечественной медицинской микробиологии — Н. Ф. Гамалея. В 1896—1898 гг. появились его работы, посвященные изучению явления лизиса у сибиреязвенной палочки. Фактор, вызвавший лизис этой бактерии, он назвал бактериолизином.

Для развития исследований в области бактериофагии особое значение имели работы французского ученого Д'Эрелля. В 1917 г. он сообщил, что из фекальных масс больных дизентерией ему удалось выделить особый литический фактор (вирус), способный проходить через бактериальные фильтры, размножаться на дизентерийных бактериях и вызывать при этом их лизис. Для обозначения этого вируса Д'Эрелль впервые предложил название бактериофаг. Кроме названия бактериофаг, или (сокращенно) фаг, в литературе, особенно в более старой, можно встретить также следующие: бактериофагический лизин, феномен Д'Эрелля, феномен Туорта, феномен Д'Эрелля — Туорта. Название «феномен Туорта» связано с именем английского микробиолога Туорта, который в 1915 г. описал явление перевиваемого лизиса у стафилококков и высказал предположение о вирусной природе этого явления.

Для обозначения фагов (вирусов микроорганизмов), вызывающих лизис актиномицетов, применяется термин актинофаг, микобактерий — микофаг, кишечной палочки — колифаг, водорослей — цианофаг и т. д.

Вначале много внимания уделялось изучению фагов, активных против патогенных бактерий: дизентерийной, брюшнотифозной, дифтерийной палочек, стафилококков с целью выяснения возможности использования их для лечения и профилактики инфекционных заболеваний. Одновременно много внимания уделялось изучению природы фагов.

Однако в последние годы проблема бактериофагии фактически превратилась в самостоятельную область биологии со своими специфическими разделами.

Фаги оказались весьма удобной моделью для разрешения ряда важнейших теоретических и практических вопросов общей биологии, генетики, молекулярной биологии, биохимии, а также медицины, ветеринарии и вирусологии.

Некоторые фаги отличаются специфичностью, т. е. они способны лизировать только определенные виды и разновидности бактерий. Поэтому такие фаги, названные типовыми, успешно применяются при дифференциации микроорганизмов. Созданы специальные музеи типовых фагов.

В результате большого теоретического и практического значения проблемы бактериофагии за последние 10—20 лет фаги изучались весьма интенсивно и всесторонне.

МОРФОЛОГИЯ ФАГОВ

Применение современных электронных микроскопов, а также усовершенствование методов приготовления препаратов для электронной микроскопии позволили более детально изучить тонкую структуру фагов. Оказалось, что она весьма разнообразна и у многих фагов более сложна, чем структура вирусов растений и ряда вирусов человека и животных.

Разные фаги отличаются друг от друга не только по форме, величине и сложности своей организации, но и по химическому составу. Оказалось, что фаги, лизирующие микроорганизмы различных групп, могут быть вполне идентичными по своей морфологии. В то же время фаги, активные против одной и той же культуры, могут резко различаться по своей структуре. Так, например, среди фагов, способных лизировать разные штаммы кишечной палочки, выявлены все известные морфологические типы фагов.

Частицы (или вирионы) большинства известных фагов имеют форму сперматозоида. Они состоят из головки (или капсида) и отростка. Наряду с этим есть фаги, которые состоят из одной головки, без отростка, и фаги, имеющие форму палочки (палочковидные или нитевидные фаги).

По форме частиц фаги делятся на шесть основных морфологических типов (групп): палочковидные или нитевидные фаги; фаги, состоящие из одной головки, без отростка; фаги, состоящие из головки, на которой имеется несколько небольших выступов; фаги, состоящие из головки и весьма короткого отростка; фаги, имеющие головку и длинный отросток, чехол которого не может сокращаться; фаги, имеющие головку и длинный отросток, чехол которого может сокращаться.

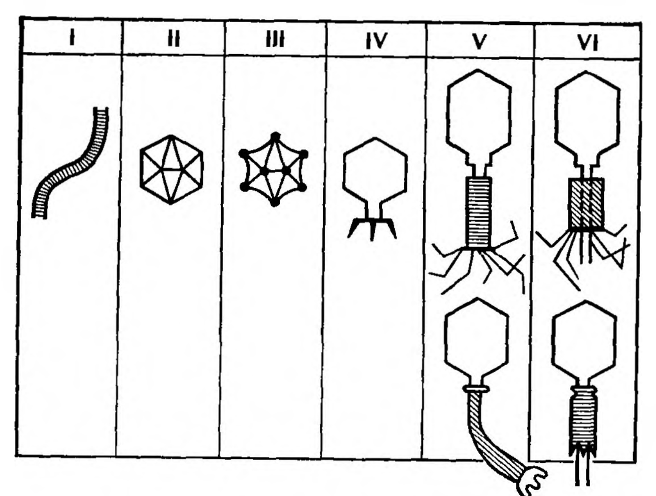


Рис. 204. Морфологические типы фагов.

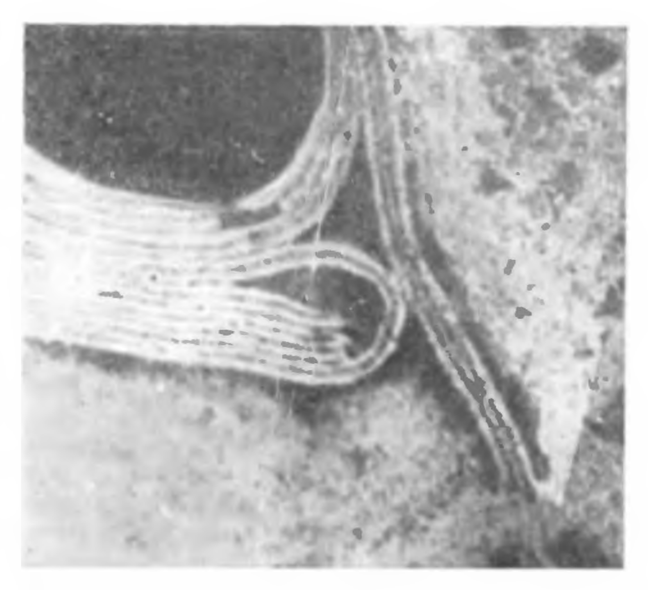


Рис. 205. Палочковидные, или нитевидные, фаги. Увел. × 400 000.

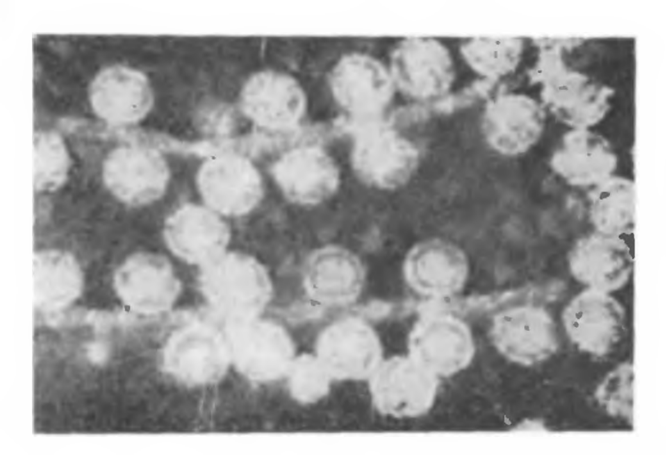


Рис. 206. Фаги второго морфологического типа, частица состоит из одной головки. Увел. × 600 000.

На рисунке 204 показано схематическое изображение частиц всех шести типов фагов. Размеры фагов принято обозначать в миллимикрометрах (1 миллимикрометр — миллионная часть миллиметра) или в ангстремах (10 Å = 1 миллимикрометр).

Фаги первого морфологического типа — палочковидные или нитевидные — выявлены у кишечной, синегнойной, чудесной палочек и других бактерий. Средние размеры их: длина — от 7000 до 8500 Å, ширина — от 50 до 80 Å (рис. 205). Эти фаги отличаются от всех остальных не только большой специфичностью, но и рядом других важных свойств (о чем будет сказано дальше).

Фаги второго морфологического типа. Частица их состоит из одной головки гексагональной (шестигранной) формы на плоскости. Частицы очень мелкие, средний размер их 230—300 Å в диаметре (рис. 206).

У фагов третьего морфологического типа форма и размеры головки такие же, как у фагов второго типа, но у их головок имеются обычно несколько очень коротких выступов (рис. 207). Возможно, эти выступы являются аналогами отростков.

Фаги второго и третьего морфологических типов отличаются постоянством формы и размеров, независимо от того, против каких микроорганизмов они активны. Эти фаги относятся к мелким формам.

Фаги четвертого морфологического типа. Частица состоит из головки, размеры которой варьируют от 400 до 640 Å в диаметре, и очень короткого отростка (рис. 208). Длина и ширина отростка от 70 до 200 Å.

Фаги пятого морфологического типа наиболее широко распространены. Головка у частиц гексагональной формы различных размеров — от 500 до 4250 Å в диаметре. Размеры отростка: длина — от 1700 до 5000 Å, ширина — от 70 до 120 Å (рис. 209). Чехол отростка не способен сокращаться.

Фаги шестого морфологического типа также широко распространены. Головка частицы различной формы и размеров — от 600 до 1500 Å в диаметре, гексагональная. Размеры отростка: длина — от 800 до 2890 Å, ширина — от 140 до 370 Å. Важной особенностью фагов этой группы является то, что чехол, окружающий отросток, способен сокращаться, в результате чего становится видимым внутренний стержень отростка (рис. 210).

Головки всех фагов состоят из внутреннего содержимого — нуклеиновой кислоты — и окружены белковой оболочкой. Отросток фагов весьма сложен. Он обычно состоит из следующих структур: наружного чехла (или оболочки), внутреннего стержня с канальцем, базальной

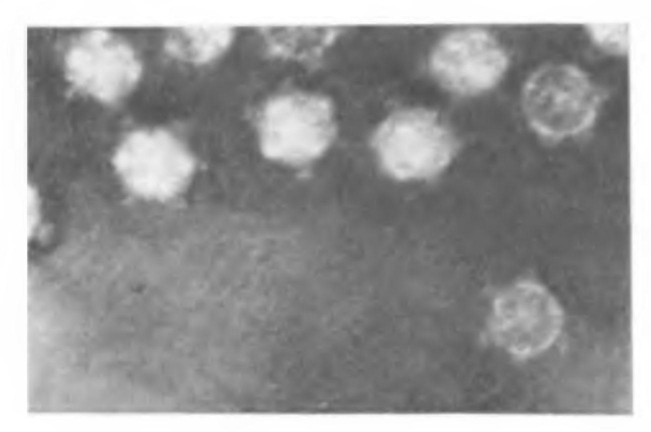


Рис. 207. Фаги третьего морфологического типа, от головки отходят небольшие выступы. Увел. × 400 000.

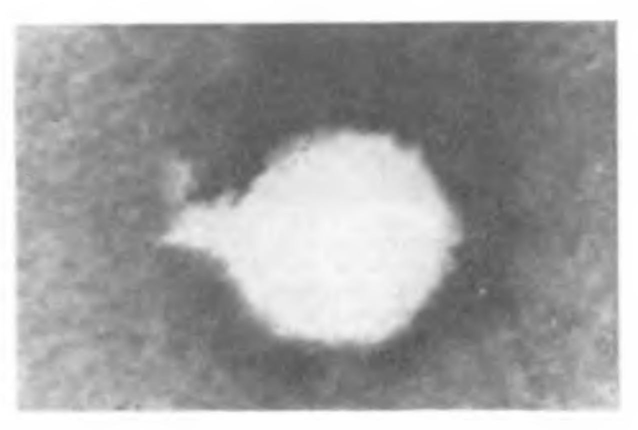
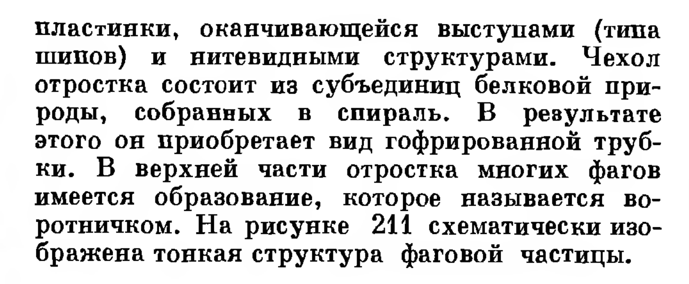


Рис. 208. Фаг четвертого морфологического типа. Частица состоит из головки и короткого отростка. Увел. ×500 000.



пластинки, оканчивающейся выступами (типа шипов) и нитевидными структурами. Чехол отростка состоит из субъединиц белковой природы, собранных в спираль. В результате этого он приобретает вид гофрированной трубки. В верхней части отростка многих фагов имеется образование, которое называется воротничком. На рисунке 211 схематически изображена тонкая структура фаговой частицы.

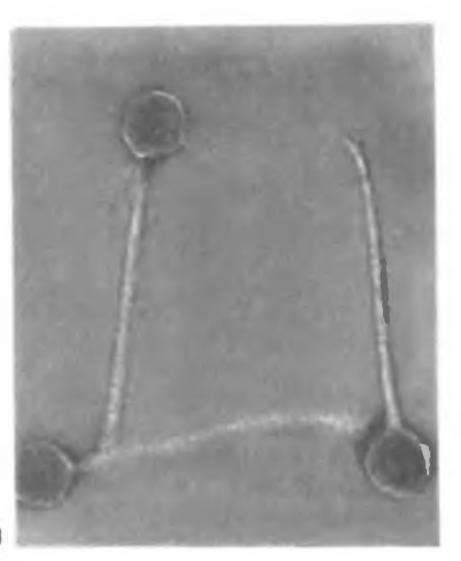
ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФАГОВ

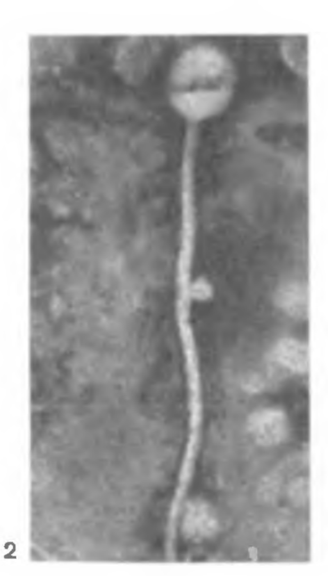
Изучение химического состава фагов стало возможно лишь тогда, когда были усовершенствованы методы получения в больших количествах очищенных препаратов фага. В настоящее время изучен химический состав фагов, принадлежащих к разным морфологическим типам и поражающих микроорганизмы почти всех систематических групп.

Основными компонентами фагов являются белки и нуклеиновые кислоты. Важно отметить, что фаги, как и другие вирусы, содержат только один тип нуклеиновой кислоты — дезоксирибонуклеиновую (ДНК) или рибонуклеиновую (РНК). Этим свойством вирусы отличаются от микроорганизмов, содержащих в клетках оба типа нуклеиновых кислот.

Нуклеиновая кислота находится в головке. Внутри головки фагов обнаружено также небольшое количество белка (около 3%).

Таким образом, по химическому составу фаги являются нуклеопротеидами. В зависи-





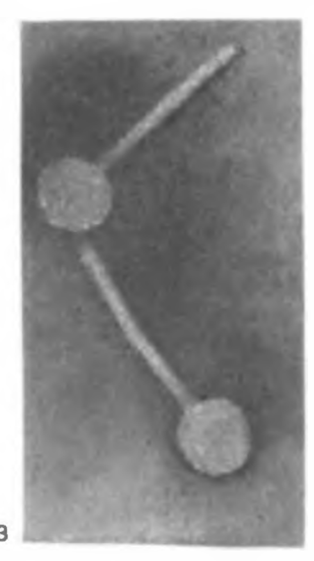


Рис. 209. Разные фаги пятого морфологического типа, частица состоит из головки и длинного отростка, чехол которого не способен сокращаться. *1*, *2* — увел. × 225 000, *3* — увел. ×250 000.



Рис. 210. Фаг шестого морфологического типа, частица состоит из головки и длинного отростка, чехол которого способен к сокращению. Увел. около 400 000.

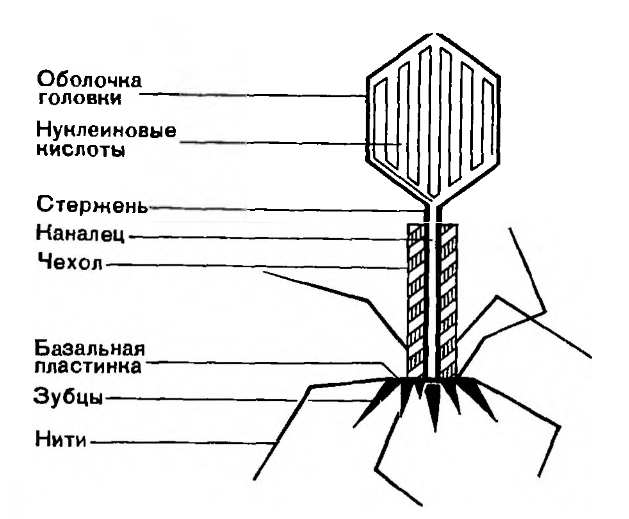


Рис. 211. Схема строения фаговой частицы.

мости от типа своей нуклеиновой кислоты фаги делятся на ДНК-овые и РНК-овые. Количество белка и нуклеиновой кислоты у разных фагов разное. У некоторых фагов содержание их почти одинаковое и каждый из этих компонентов составляет около 50%. У других фагов соотношение между этими основными компонентами может быть различно.

Кроме указанных основных компонентов, фаги содержат в небольших количествах углеводы и некоторые преимущественно нейтральные жиры.

Все известные фаги второго морфологического типа РНК-овые. Среди фагов третьего морфологического типа встречаются как РНК-овые, так и ДНК-овые формы. Фаги остальных морфологических типов — ДНК-овые.

АНТИГЕННЫЕ СВОЙСТВА ФАГОВ

Известно, что при введении в организм животного подкожно или внутривенно белка, бактериальных клеток, некоторых продуктов жизнедеятельности микроорганизмов и других веществ в крови животного вырабатываются вещества, названные антителами. Вещества, способные вызывать образование антител, называются антигенами.

Антитела очень специфичны и способны вступать в реакции только с теми антигенами, которые вызвали их образование. Они или связывают соответствующие антигены, или нейтрализуют их, или осаждают, или растворяют.

Оказалось, что все фаги обладают антигенными свойствами. При введении фага в организм животного в сыворотке крови образуются специфические антитела, способные действовать только против данного фага. Такие сыворотки называются антифаговыми. Когда фаг смешивается со специфической антифаговой сывороткой, происходит инактивация фага — фаг теряет способность вызывать лизис чувствительных к нему микробов.

Так как каждая антифаговая сыворотка специфична, ее можно успешно применять для идентификации и классификации фагов и очистки микробной культуры от фага. При помощи сыворотки удалось доказать, что белок оболочки фага отличается от белка оболочки отростка и от белка базальной пластинки и ее нитевидных образований, что говорит о сложности структуры фаговой частицы. По антигенным свойствам фаг резко отличается от чувствительных к нему микробов.

РАЗМНОЖЕНИЕ ФАГОВ

Взаимоотношения между фагом и чувствительной к нему клеткой очень сложны и не всегда завершаются лизисом клетки и размножением в ней фага. Мы рассмотрим такую инфекцию клетки, которая заканчивается гибелью клетки и размножением в ней фага. Такая инфекция называется продуктивной.

Важнейшей особенностью размножения фага является то, что оно может происходить только в живых клетках, находящихся в стадии роста. В мертвых клетках, а также продуктах клеточного обмена размножение фага не происходит. Процесс размножения фага весьма сложный и состоит из следующих последовательно протекающих этапов (рис. 212): 1) адсорбция фаговой частицы на поверхности микробной клетки; 2) проникновение содержимого головки фаговой частицы (нуклеиновой кислоты) в микробную клетку; 3) внутриклеточное развитие фага, заканчивающееся образованием новых фаговых частиц; 4) лизис клетки и выход из нее новых фагов.

Время с момента инфицирования клетки фагом до лизиса клетки называется латент-

ным или скрытым периодом. Продолжительность этого периода различна для разных типов фага, зависит от окружающей температуры, состава среды и других факторов. Латентный период фагов, специфичных для одних бактерий, 15—40 *мин*, для других — 5 *ч* и более. У фагов актиномицетов латентный период может быть еще продолжительнее. При низкой температуре латентный период значительно увеличивается.

Из всех этапов размножения фага наиболее изучен первый — адсорбция.

Адсорбция фага на клетке — реакция весьма специфичная. В клеточной стенке бактерий имеются особые структуры (рецепторы), к которым могут прикрепиться фаги. Адсорбируются на рецепторах только те фаги, к которым чувствительна клетка.

Фаги, имеющие отростки, прикрепляются к микробной стенке свободным концом отростка. Нитевидные фаги, а также фаги, не имеющие отростков, адсорбируются не на микробной стенке, а на нитевидных структурах, окружающих стенку,— фимбриях. Описаны фаги, которые прикрепляются отростком к бактериальным жгутикам. У некоторых фагов процесс адсорбции может осуществляться лишь в том случае, когда в среде имеются определенные вещества — кофакторы: аминокислоты (триптофан, тирозин и др.) или соли (кальциевые, магниевые).

На конце фагового отростка имеется особый фермент типа лизоцима. После адсорбции фага под влиянием этого фермента происходит растворение стенки микробной клетки и содержимое головки фага — нуклеиновая кислота — перекачивается в микробную клетку. Этим завершается второй этап процесса размножения фага.

Остальные структуры фаговой частицы — оболочка головки, отросток и его субструктуры — внутрь инфицированной фагом клетки не попадают. Их роль заключается в обеспечении сохранности фаговой частицы, находящейся вне клетки, и содействии проникновению фаговой нуклеиновой кислоты в клетку при инфекции.

У нитевидных фагов, в отличие от других видов фагов, внутрь клетки проникает весь белок или его часть. После проникновения нуклеиновой кислоты фага в клетку начинается сложный процесс внутриклеточного размножения фага. Под влиянием нуклеиновой кислоты фага резко изменяется весь обмен микробной клетки. Основные процессы, протекающие в инфицированной клетке, направлены на образование новых фаговых частиц. Вначале формируются отдельно головки и отростки, которые затем объединяются в зрелые фаговые частицы. К этому времени внутри клетки образуется особый литический фермент, который вызывает лизис клетки изнутри. Клетка распадается, и новые зрелые частицы фага выходят наружу.

Количество новых фаговых частиц, образуемых одной клеткой при фаговой инфекции, называют выходом фага или его урожайностью. Выход фага зависит от

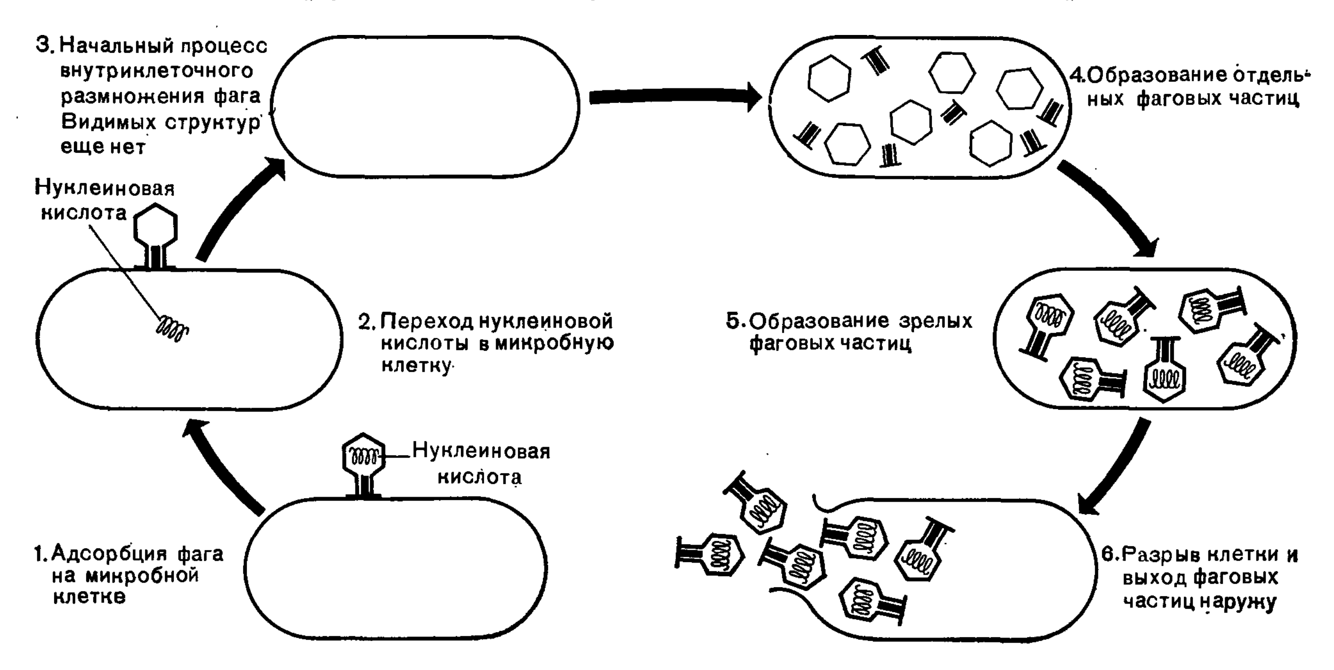


Рис. 212. Схема размножения фага.



Рис. 213. Мелкие (едва видимые) негативные колонии актинофага. Увел. 6 : 10.

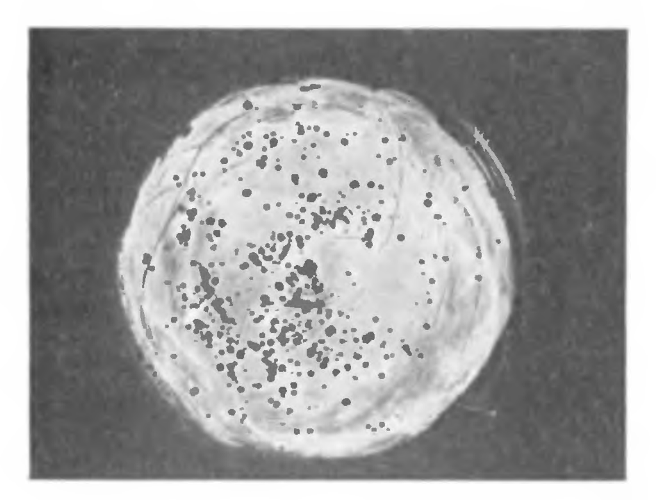


Рис. 214. Мелкие негативные колонии актинофага Увел. 8 : 9.

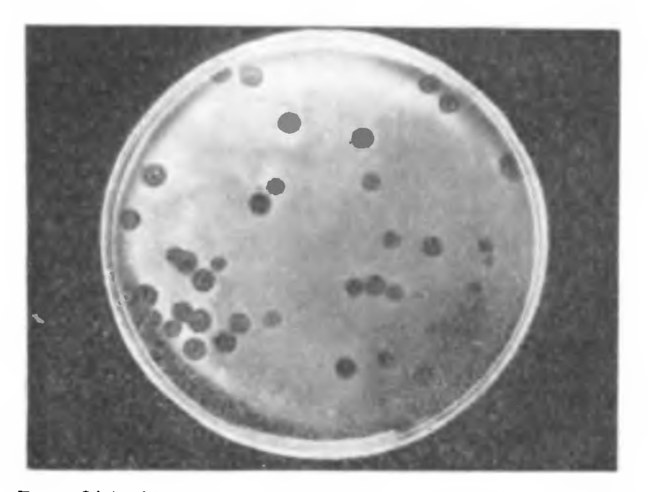


Рис. 215. Негативные колонии бактериофага средней величины. Увел. 1 : 1.

свойств данного фага и не зависит от клетки-хозяина и ее размеров. Одни фаги отличаются очень низким выходом (5—50 частиц на клетку), у других выход значительно выше (от 1000 до 2500). Особенно высоким выходом отличаются мелкие РНК-овые фаги (свыше 20 000 частиц на клетку). Если большое количество бактериальных клеток смешать с небольшим количеством фаговых частиц, то процесс размножения фагов проходит несколько циклов. Вначале инфицируется часть клеток. Первое потомство фага инфицирует оставшиеся клетки — происходит второй цикл, за ним может следовать третий и т. д., пока не будут лизированы все чувствительные к данному фагу клетки. Среди фагов встречаются такие, размножение которых возможно лишь при наличии в среде определенных кофакторов. Одни из этих веществ, как уже указывалось, необходимы для адсорбции фага; другие — для внутриклеточного размножения фага.

Является ли процесс размножения фага всегда смертельным для инфицированной им клетки? Несомненно, абсолютное большинство фагов вызывают при размножении лизис клетки и ее гибель. Лишь в последнее время было установлено, что при инфицировании клетки нитевидными фагами возможно размножение их без гибели клетки.

Если произвести рассев по поверхности агаризованной питательной среды в чашках Петри смеси фага и чувствительных к нему микробов и чашки выдержать в термостате, то происходит лизис клеток в результате размножения фага. Если взять большое количество частиц фага, то лизируется большая часть или весь выросший газон культуры. Если количество фаговых частиц таково, что они распределяются только на отдельных участках газона, лизируя в этих местах культуру, то возникает колония фага.

Эти колонии фага получили название бляшек, стерильных пятен. Правильнее их называть **негативными колониями**. Каждая негативная колония состоит из десятков и сотен миллионов фаговых частиц. Размер негативных колоний и их форма зависят в первую очередь от свойств фага, а также от состава среды и культуры микробов. У одних фагов негативные колонии очень мелкие и еле видимы невооруженным глазом, другие достигают 10 *мм* в диаметре и более. Колонии бывают светлые и четкие, когда лизировалась вся культура, или мутноватые, когда лизировались не все клетки. Вокруг негативных колоний некоторых фагов могут возникнуть различной формы и величины ореолы. На рисунках 213—217 показаны негативные колонии разных фагов.

Морфология негативных колоний служит одним из признаков, которым пользуются при дифференциации фагов.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ФАГОВ

В настоящее время найдены фаги, лизирующие клетки микроорганизмов, принадлежащих ко всем систематическим группам, как патогенных для человека, животных и растений, так и сапрофитных (непатогенных).

До недавнего времени не было ясно, существуют ли фаги против плесневых грибов и дрожжей. В последние годы найдены фаги, активные против грибов родов пенициллов, аспергиллов и других, а также против некоторых дрожжей. Интересно отметить, что вирус удалось выявить и у тех видов пенициллов, которые применяются в промышленности для получения пенициллина. Не выявлены вирусы, активные против простейших животных, а также истинных спирохет.

В природных условиях фаги встречаются в тех местах, где есть чувствительные к ним бактерии. Чем богаче тот или иной субстрат (почва, вода, выделения человека и животных и т. д.) микроорганизмами, тем в большем количестве в нем встречаются соответствующие фаги. Так, фаги, лизирующие клетки всех видов почвенных микроорганизмов, находятся в почвах. Особенно богаты фагами черноземы и почвы, в которые вносились органические удобрения. Фаги, активные против разных видов кишечной, дизентерийной, тифозной и паратифозной палочек, часто встречаются в содержимом кишечника человека и животных, сточных водах и загрязненных водоемах. Фаги фитопатогенных микроорганизмов успешнее всего выделяются из остатков растений, пораженных этими микробами.

Фаги молочнокислых стрептококков в большом количестве встречаются в молочных продуктах.

Итак, те субстраты, на которых развиваются определенные формы микроорганизмов, также благоприятны для существования соответствующих фагов.

ЛИЗОГЕНИЯ И ЕЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

При изучении явления бактериофагии исследователи обратили внимание на то, что иногда встречаются культуры микроорганизмов, которые содержат фаги, хотя на эти культуры фагами и не воздействовали. Явление фагоносительства получило название *лизогении*. Оно было описано одним из основоположников учения о бактериофагах — *Д'Эреллем*, который считал, что такие культуры загрязняются фагом извне. Подобные культуры были названы *ложнолизогенными*.

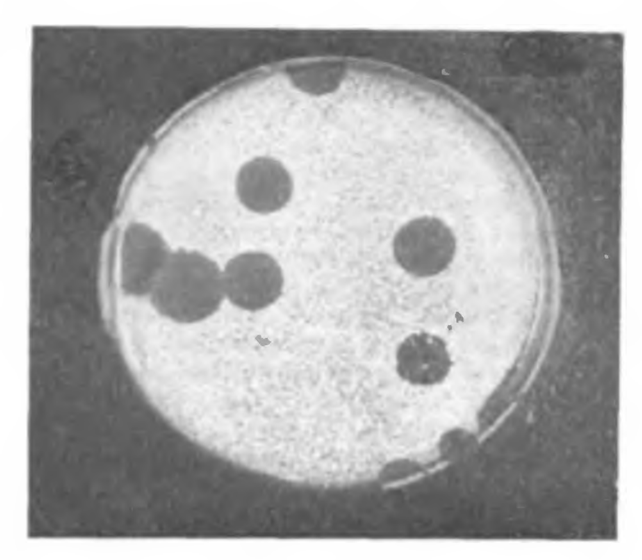


Рис. 216. Крупные негативные колонии актинофага. Увел. 1 : 1.

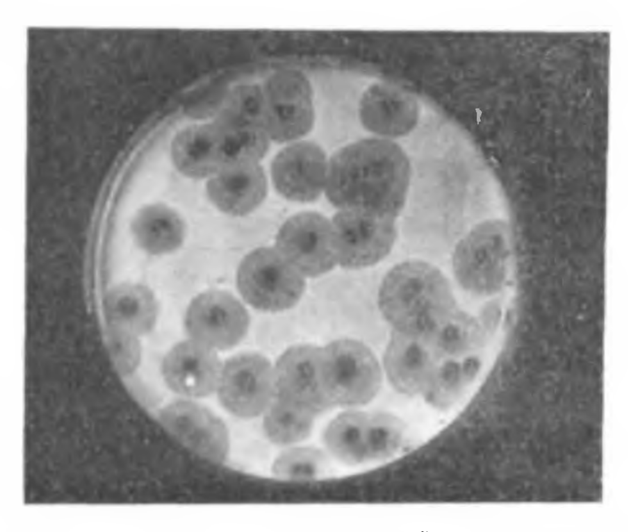


Рис. 217. Негативные колонии актинофага, окруженные ореолом угнетенного роста тест-культуры. Увел. 10 : 8.

Ложнолизогенные культуры состоят из смеси устойчивых и чувствительных к определенному фагу клеток.

Такие культуры могут быть легко освобождены от содержащихся в них фагов или путем нескольких рассевов, или с помощью специфической антифаговой сыворотки, или воздействием антифаговыми веществами.

Кроме ложнолизогенных, встречаются такие содержащие фаги культуры, у которых лизогенное состояние, т. е. способность выделять фаги, стойко сохраняется даже после много-

численных пересевов в среде с антифаговой сывороткой и многократных воздействий антифаговыми веществами. Такие культуры названы истиннолизогенными. Мы расскажем только об этих культурах, которые будем называть лизогенными.

Лизогенными культурами являются такие культуры, которые обладают способностью продуцировать зрелые частицы фага без воздействия на них фагом извне. Это свойство стойко передается по наследству. В лизогенной культуре фаг находится внутри клетки. Для понимания сущности лизогении особо важное значение имел вопрос: в каком состоянии фаг находится внутри лизогенной клетки?

Опыты с искусственным разрывом клеток лизогенных культур под влиянием разнообразных физических и химических факторов (ультразвука, антибиотиков, литических ферментов и т. д.) не выявили наличия в клетках зрелых частиц фага.

Важное значение для понимания истинной природы лизогении имели работы А. Львова и А. Гутмана (1950). Оригинальные опыты этих исследователей убедительно показали, что в лизогенной клетке фаг находится не в виде зрелых частиц, а в какой-то другой, неинфекционной для клетки форме. Такую форму назвали профагом.

В зависимости от взаимоотношений фага и микроорганизма-хозяина фаги делят на две группы — вирулентные и умеренные, или симбиотические. Вирулентные фаги вызывают лизис клетки. Умеренные фаги могут находиться в лизогенных клетках в виде профага.

Клетку можно экспериментально сделать лизогенной. Такой эксперимент помог выяснить механизмы процесса, благодаря которому клетка становится лизогенной. Оказалось, что при воздействии на клетку умеренным фагом часть популяции клеток лизируется, а другая часть становится лизогенной. При этом фаг адсорбируется клеткой и его нуклеиновая кислота проникает внутрь клетки. Однако, в отличие от продуктивной инфекции, вызываемой вирулентным фагом, при лизогенизации нуклеиновая кислота фага связывается с ядерным аппаратом клетки (хромосомой) и остается в ней в виде профага.

Вопросы локализации профага в клетке и формы его связи с клеткой являются важнейшими проблемами лизогении.

По данным ряда исследователей, каждый профаг занимает определенное место на хромосоме лизогенной клетки. При делении клетки профаг воспроизводится со скоростью, равной скорости воспроизводства генетического материала клетки, что способствует передаче лизогенного состояния потомству.

Следовательно, в лизогенной клетке профаг ведет себя как ее нормальный компонент. При лизогенизации происходит объединение генетического материала клетки с генетическим материалом фага на молекулярном уровне.

Известны пока единичные случаи, когда профаг не связан с хромосомой, а расположен на мембранах клеточной цитоплазмы.

Итак, в лизогенной клетке фаг является дополнительным генетическим фактором, который может неопределенно длительное время находиться внутри клетки и, как всякий генетический фактор, определять свойственные ему признаки.

Лизогенные культуры устойчивы (или иммунны) к тому фагу, который они содержат, а также к близкородственным ему фагам. При размножении лизогенной культуры какая-то часть клеток популяции лизируется и освобождает зрелые частицы специфичного для этой популяции умеренного фага.

Образование лизогенными культурами зрелых частиц фага получило название спонтанной индукции. Количество лизируемых клеток и количество образовавшихся зрелых частиц фага зависят от особенностей данной культуры и условий выращивания. В то же время количество клеток, освобождающих фаги, может быть резко увеличено при воздействии на лизогенную культуру некоторыми физическими и химическими факторами, получившими название индуцирующих. При индукции некоторых лизогенных культур удавалось вызывать образование зрелых частиц фага почти у всех клеток. К индуцирующим агентам относятся ультрафиолетовые (УФ), рентгеновские и гамма-излучения, перекиси, азотистый иприт и его гомологи, этиленимин, урацил, многие антибиотики. Наиболее эффективные и широко применяемые индуцирующие факторы — УФ-лучи и антибиотик митомицин С.

Как отмечалось, важным свойством лизогенной культуры является ее устойчивость к содержащемуся в ней фагу. В связи с этим выделение и изучение умеренных фагов лизогенной культуры возможно лишь в том случае, когда имеется другая культура того же вида, которая чувствительна к умеренному фагу данной лизогенной культуры. Такие культуры получили название индикаторных. К лизогенным культурам, особенно широко распространенным в природе, сравнительно легко можно подобрать индикаторные культуры среди других разновидностей этого же вида.

В отдельных случаях умеренный фаг лизогенной культуры может спонтанно (без внешних воздействий) или под влиянием различных

факторов измениться и стать вирулентным. Тогда фаг приобретает способность лизировать все клетки данной культуры. У некоторых лизогенных культур превращение умеренного фага в вирулентный происходит сравнительно легко. Имеется ряд культур, у которых экспериментально не удавалось превратить умеренный фаг в вирулентный.

Возможность возникновения вирулентных мутантов умеренных фагов имеет большое теоретическое и практическое значение. Не редки случаи, когда единственным доказательством лизогенности культуры является возникновение вирулентных мутантов ее умеренного фага.

Лизогения широко распространена среди всех систематических групп микроорганизмов. Это явление детально изучено у сальмонелл — возбудителей брюшного тифа и паратифа, у дифтерийной палочки; все культуры этих видов патогенных бактерий оказались лизогенными. Лизогения широко распространена среди стрептококков, споровых форм бактерий, клубеньковых бактерий, актиномицетов, микобактерий и др.; она выявлена и у некоторых мицелиальных грибов (пенициллов) и дрожжей.

Есть все основания утверждать, что абсолютное большинство микроорганизмов являются лизогенными. Ни про одну культуру нельзя с уверенностью сказать, что она не лизогенная.

За последнее время накапливается все больше данных о том, что многие лизогенные культуры содержат 2, 3, 4 и более умеренных фагов, т. е. являются полилизогенными. Например, многие актиномицеты, проактиномицеты, клубеньковые бактерии и некоторые спороносные бактерии содержат 4 и более фагов. Содержащиеся в полилизогенных культурах фаги часто резко различаются между собой по форме частиц, антигенным свойствам и спектру литического действия. Полилизогенные культуры можно экспериментально получить с помощью воздействия на них одновременно или последовательно различными умеренными фагами. Полученные таким способом культуры не отличаются от выделенных из природных источников.

Как уже отмечалось, профаг лизогенной культуры способен превратиться спонтанно или при индукции в зрелую полноценную фаговую частицу. Однако в ряде случаев под влиянием различных факторов у профага возникают стойкие наследуемые изменения (мутации), в результате которых он при индукции не способен превращаться в полноценную частицу. Поэтому у таких культур возникают частицы, состоящие только из головки или только из одного отростка. Возможны и другие нарушения в структуре фаговой частицы. При индукции таких культур лизогенная клетка лизируется, но образовавшиеся частицы как неполноценные не способны к размножению на индикаторной культуре.

Наиболее детально изучены дефектные фаги, у которых образуются одни лишь отростки. Такие фаги способны адсорбироваться на клетке, убить ее, но не могут размножаться. В последнее время такие дефектные фаги привлекли к себе внимание исследователей, так как было установлено, что многие описанные в литературе бактериоцины (вещества, убивающие бактерии) представляют собой дефектные фаговые частицы (табл. 59).

Существуют два принципиально различных типа бактериоцинов. Одни из них отличаются низким молекулярным весом, не осаждаются при центрифугировании, чувствительны к ферменту трипсину, термолабильны и в электронном микроскопе не видны. Бактериоцины другого типа обладают высоким молекулярным весом, осаждаются при центрифугировании, термостабильны и в электронном микроскопе видны в виде фагоподобных частиц или отдельных компонентов фаговой частицы (преимущественно в виде отростков).

О происхождении бактериоцинов первого типа и о возможной связи их с лизогенным состоянием культуры-продуцента никаких данных нет. В то же время многими исследователями показано, что образование бактериоцинов второго типа тесно связано с дефектной лизогенией продуцента.

Наиболее убедительное доказательство дефектной лизогении — выявление дефектных фаговых частиц, количество которых значительно увеличивается при индукции.

Имеются все основания утверждать, что дефектная лизогения довольно широко распространена. Она выявлена у очень многих культур, например у актиномицета, продуцирующего антибиотик стрептомицин (табл. 59, *1*), клубеньковых бактерий (табл. 59, *2*), спороносных бактерий, применяемых для борьбы с вредными насекомыми (табл. 59, *3*). На рисунке *4* в табл. 59 показаны дефектные фаговые частицы, обнаруженные у кишечной палочки и названные колицином. Кроме того, были выявлены и описаны полилизогенные культуры актиномицетов, которые одновременно содержали нормальные и дефектные фаговые частицы (табл. 59, *5*).

Как уже отмечалось, профаг в лизогенной культуре связан с ядерным аппаратом клетки и является дополнительным генетическим фактором. Профаг в лизогенной клетке ведет себя как ген, хотя между ними имеются принципиальные различия. За последние годы достигнуты бо́льшие успехи не только в изучении сущности лизогении, но и в выяснении роли профагов как дополнительных генетических

факторов. Изменения, вызываемые профагом в лизогенной клетке, получили название лизогенных конверсий.

Лизогения, несомненно, одно из самых интересных явлений в биологии микроорганизмов, теоретическое и практическое значение которого далеко выходит за пределы микробиологии. Изучение этого явления сыграло большую роль в формировании представлений о фагах, их происхождении, о взаимоотношениях фагов с клеткой-хозяином.

Не исключено, что лизогенизация является одним из механизмов защиты микробной клетки от фаговой инфекции, выработанным клеткой в процессе длительной эволюции. Лизогенизация в известной степени биологически выгодна и клетке, и фагу. Клетка при лизогенизации становится устойчивой не только к данному фагу, но и к родственным ему фагам и, кроме того, приобретает дополнительные свойства.

Фаг же приобретает устойчивость к разнообразным внешним воздействиям и в то же время сохраняет потенциальную возможность перейти в вегетативное состояние и в состояние зрелой инфекционной частицы. Широкое распространение лизогении дает основание рассматривать это явление не как исключительное, а как нормальное на данном этапе эволюции микробов.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФАГОВ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ФАГОВ

Фаги, как и микроорганизмы, способны изменять все свои свойства: форму и размеры негативных колоний, спектр литического действия, способность к адсорбции на микробной клетке, устойчивость к внешним воздействиям, антигенные свойства. Особенно часто наблюдаются изменения морфологии негативных колоний, спектра литического действия и превращение умеренных фагов в вирулентные.

Большие изменения могут наблюдаться в тонкой структуре фаговой частицы — возникают дефектные частицы, лишенные головки, отростка, нитевидных образований или других субструктур.

Изменения фагов могут быть наследственными (мутации) и ненаследственными (фенотипические). Фенотипические изменения зависят от условий, в которых образуются фаговые частицы. Важное значение имеют изменения, вызываемые клеткой-хозяином, т. е. той культурой, на которой фаг размножается. Эти изменения большей частью носят фенотипический характер и касаются преимущественно формы негативных колоний, спектра литического действия и вирулентности. Под влиянием клетки-хозяина возможны и стойкие изменения типа мутаций. С помощью разных мутагенных факторов (лучистой энергии, химических агентов) могут быть получены разнообразные мутанты.

Особый интерес представляют изменения, происходящие при одновременном размножении на одной и той же культуре двух родственных по антигенным свойствам фагов. При этом в потомстве возникают частицы каждого из этих фагов и, кроме того, формы, которые приобрели свойства обоих родителей (гибридные формы).

Под влиянием фагов могут существенно изменяться все свойства микроорганизмов — морфология клеток, строение колоний, токсичность, подвижность и т. д. Изменения, вызываемые фагом, могут быть наследственными и ненаследственными. Механизмы, приводящие к изменению клеток под влиянием фагов, различные. В отдельных случаях фаг играет лишь роль отбирающего фактора: под его влиянием лизируются все чувствительные к нему клетки данной популяции и остаются лишь те клетки, которые еще до воздействия фагом были по разным причинам устойчивы к нему.

При выращивании микроорганизмов в жидкой среде совместно с активным против них фагом обычно наблюдается следующее. Сначала среда мутнеет, а затем просветляется в результате лизиса клеток. В ряде случаев через некоторое время (разное для разных микробов и фагов) культуральная жидкость снова мутнеет. Помутнение среды происходит вследствие возобновления роста культуры. На агаризованных средах при нанесении фага на газон чувствительной к нему культуры можно наблюдать вначале лизис культуры в местах нанесения фага, а через некоторое время на лизированных участках появляется рост культуры, обычно в виде отдельных колоний (рис. 218).

Вырастающие после лизиса микроорганизмы получили название культур вторичного роста. Анализ культур вторичного роста показывает, что в одних случаях они состоят из вариантов, ставших стабильно устойчивыми к данному фагу, в других — из нестойких форм. Культуры, ставшие устойчивыми к фагу, могут одновременно приобрести и ряд новых свойств. Этим обычно пользуются при получении фагоустойчивых культур для промышленных целей.

В последние годы были выявлены два принципиально различных механизма изменчивости клеток под влиянием фагов — трансдукция и лизогенные конверсии.

Трансдукция (перенос). При размножении определенных умеренных фагов на чувствитель-

ных к ним культурах фаговая частица захватывает какой-нибудь фрагмент генетического материала данной клетки. При воздействии этим же фагом на другую чувствительную к нему культуру он передает новой культуре захваченный фрагмент. Культура, от которой фаг переносит генетический материал, получила название донора (дающая), а культура, приобретающая генетический материал,—реципиента (получающая).

При трансдукции фаг играет роль механического переносчика; лизогенизация клетки не обязательна. Один и тот же фаг может переносить разные свойства.

Трансдукция происходит довольно редко: из одного и более миллионов фаговых частиц только одна способна осуществлять трансдукцию. При помощи трансдукции удавалось перенести от клеток-доноров клеткам-реципиентам различные свойства: токсичность, устойчивость к антибиотикам, способность продуцировать определенные ферменты, антигенные и другие свойства.

Лизогенные конверсии (превращения). Как уже отмечалось, при лизогенизации клетка-хозяин приобретает устойчивость к данному фагу, а также способность продуцировать зрелые частицы этого фага. Однако этим не ограничиваются изменения, вызванные фагом при лизогенизации. Многочисленными опытами на микроорганизмах самых различных систематических групп было показано, что при лизогенизации клетка приобретает новые, точно определенные свойства, характер которых зависит от особенностей данного фага.

В отличие от трансдукции, при которой фаг выступает в роли механического переносчика генетического материала, при лизогенизации сам фаг (вернее, его нуклеиновая кислота) является тем генетическим материалом, который в виде профага придается генетическому материалу клетки. Поэтому при лизогенизации не имеет значения культура, на которой размножался данный умеренный фаг.

Наиболее детально лизогенные конверсии изучены у некоторых патогенных бактерий, преимущественно у дифтерийной палочки и сальмонелл.

Дифтерийная палочка содержит три разных фага. Оказалось, что только один из них (фаг бета) влияет на образование этой культурой токсина. При отсутствии в клетке фага бета культура не продуцирует токсина. Если нетоксичную дифтерийную культуру лизогенизировать фагом бета, то она приобретает способность образовывать токсин.

Опытами на сальмонеллах было показано, что токсичность, антигенные свойства, подвижность и другие признаки связаны с наличием



Рис. 218. Появление колоний вторичного роста после лизиса актинофагом. Культура Act. orientalis продуцирует антибиотик ванкомицин.

в этих культурах строго определенных фагов. Среди споровых бактерий группы клостридий имеются виды, образующие ботулинический токсин, вызывающий опасные пищевые отравления. Недавно удалось выяснить, что эти культуры полилизогенные и один из содержащихся в них фагов вызывает образование токсина. Для ряда культур показано, что способность продуцировать определенные ферменты, антигенные и другие их свойства связаны с лизогенизацией определенными фагами. Была выявлена одна полилизогенная культура актиномицета, которая содержала 4 разных фага. Из них один определял способность культуры продуцировать антибиотик. После удаления его культура теряла способность продуцировать антибиотик. При лизогенизации неактивной культуры этим фагом она вновь приобретала способность образовывать антибиотик.

К сожалению, еще у очень многих лизогенных культур микроорганизмов не установлено, какие свойства их связаны с фагами. Выяснение этого вопроса — одна из важнейших задач микробиологов и генетиков.

ПРИРОДА ФАГОВ

Несмотря на то что явление бактериофагии интенсивно изучается более пятидесяти лет, на природу фагов нет единой точки зрения и этот вопрос до сих пор остается спорным. В нашей стране и за рубежом в специальной печати и на конференциях неоднократно возникали горячие дискуссии на эту тему. И это не случайно. Вопрос о происхождении фагов, как и других вирусов, имеет большое значение,

так как с ним тесно связано решение многих актуальнейших задач современной биологии: происхождение жизни, возможные формы существования живого; существование живых существ, не имеющих клеточной структуры; происхождение клеточных форм жизни; развитие, изменчивость и видообразование у микроорганизмов и др.

До настоящего времени все еще существуют диаметрально противоположные точки зрения на природу вирусов, в том числе и фагов. По мнению одних ученых, фаги относятся к живым организмам; другие рассматривают их как особые вещества типа ферментов.

Важно отметить, что те исследователи, которые относят фаги к живым организмам, различно трактуют вопрос об их происхождении. Одни исследователи считают, что фаги, как и вирусы человека, животных и растений, произошли от древнейших доклеточных форм, которые в процессе эволюции приспособились к паразитированию в первичных одноклеточных организмах и в дальнейшем эволюционировали вместе со своими хозяевами. Таким путем, как думают эти ученые, возникли фаги микроорганизмов, которые по своему отношению к клетке-хозяину являются паразитами экзогенного, т. е. внешнего, происхождения. Другие же считают, что происхождение фагов связано тем или иным образом с клеткой своего теперешнего хозяина (эндогенное происхождение).

По мнению ученых, рассматривающих фаг как фермент эндогенного происхождения, фаговая частица является продуктом жизнедеятельности микробной клетки. При попадании в клетку фаги вызывают каталитически протекающие процессы образования активного фага, способного разрушать микробную клетку. А размножение фага в клетке происходит приблизительно так же, как образование активного фермента из его неактивного предшественника — профермента.

Какая же из изложенных точек зрения на природу фага является наиболее приемлемой, исходя из современных знаний о свойствах фага и его взаимоотношений с клеткой-хозяином? Является ли фаг живым существом или это — вещество подобное ферменту? За последние годы благодаря применению новейших современных методов исследования (электронная микроскопия, меченые атомы) знания о структуре фагов, их химическом составе, особенностях размножения значительно расширились. Фаговая частица оказалась довольно сложно организованной. Она содержит основные химические соединения, свойственные живому организму,— нуклеиновые кислоты и белок. Подобно другим живым существам, фаги способны изменять все свои свойства. Поэтому рассматривать их как ферменты нет никаких оснований. Верно, они не обладают собственным обменом веществ. Они являются абсолютными паразитами, живущими полностью за счет клетки-хозяина.

Следовательно, фаги логично рассматривать как особые формы живых существ. Однако вопрос о происхождении фагов пока еще нельзя считать окончательно решенным.

ПРОБЛЕМА ФАГИИ В РАЗЛИЧНЫХ ПРОИЗВОДСТВАХ

За последние 30—40 лет значительно увеличилось количество производств, основанных на использовании продуктов жизнедеятельности микроорганизмов. При помощи микроорганизмов получают разнообразные антибиотики, ферменты, витамины, аминокислоты, ацетон и бутиловый спирт, молочную, уксусную, лимонную и другие кислоты, различные бактериальные препараты — удобрения, инсектициды и многие другие.

Вследствие концентрации на указанных производствах больших масс микроорганизмов, находящихся в стадии интенсивного роста, создаются благоприятные условия для размножения соответствующих фагов, часто вызывающих лизис производственных культур. Впервые с этим явлением столкнулись в сыродельном производстве, для которого борьба с фаголизисом — одна из актуальнейших проблем.

Микробиологические производства, которые сталкиваются с проблемой фагии, можно разбить на две группы. К первой группе относятся те производства, в которых основное применяемое сырье может содержать (и большей частью фактически содержит) фаги. Это предприятия молочной промышленности. Одно из древнейших производств — молочное (сыроделие, получение молочнокислых продуктов и др.) — основано на применении молочнокислых стрептококков и бактерий.

Ко второй группе производств относятся те, в которых выращивание микроорганизмов производится на питательных средах, не содержащих фагов. Это фактически все остальные микробиологические производства.

Из производств первой группы рассмотрим сыроделие как наиболее типичное и в то же время лучше изученное с точки зрения фагии.

Молочнокислые микробы очень широко распространены в природе: в почве, в навозе, на корнях, листьях и семенах растений, в кишечнике животных. Широкому распространению фагов молочнокислых бактерий способст-

вует то, что они являются лизогенными, т. е. содержат внутри клеток фаги. В результате этого в молоке сразу же после доения уже есть фаги. Молоко, поступающее на молочные заводы, часто содержит фаги в значительном количестве (1 млн. и более частиц в 1 *мл* молока). Следует отметить, что все фаги, даже активные против патогенных микробов, совершенно безвредны для людей и животных.

Современное производство сыра основано на применении пастеризованного молока. Однако пастеризация не убивает всех имеющихся в молоке фагов. Охлажденное после пастеризации молоко разливают в специальные ванны, в которые вносится закваска, состоящая из чистых культур молочнокислых стрептококков. Стрептококки вызывают скваширование молока. Получаемый сгусток молока подвергается дальнейшей переработке.

Работники сыродельных заводов давно обратили внимание на то, что в ряде случаев активность молочнокислых микробов закваски резко снижается, что приводит к плохому сбраживанию молока. Это явление может быть вызвано разными причинами. Но чаще всего оно вызывается фагами, которые лизируют полностью или частично культуры заквасок. В результате этого процесс молочнокислого брожения полностью останавливается или интенсивность его резко снижается.

На сыродельных заводах, как правило, применяют закваски, состоящие не из одной культуры, а из смеси различных культур молочнокислых стрептококков. Стрептококков очень много в природе, поэтому для производства можно отобрать культуры, отличающиеся по своей чувствительности к фагам. При применении смешанной закваски под влиянием фага лизируется одна или две культуры, другие же продолжают процесс молочнокислого брожения.

Одну и ту же закваску используют только определенное время, после чего ее заменяют другой. Длительно применять одну и ту же закваску нельзя, так как это способствует накоплению на заводе фагов, активных против культур данной закваски.

Правильный выбор культур для заквасок, смена их на основании изучения появившихся на заводе фагов дают значительный эффект. В ряде зарубежных стран на сыродельных заводах применяют закваски, содержащие только одну культуру. В этих случаях одну и ту же закваску используют лишь один раз.

Успешность борьбы с фаголизисом требует проведения и ряда других мероприятий. Особое значение имеет борьба с распространением фагов в заводских помещениях.

Значительные трудности в связи с лизисом под влиянием фагов производственных культур испытывала у нас и за рубежом антибиотическая промышленность.

Большой ущерб наносят фаги заводам ацетонобутиловым, а также изготавливающим бактериальные удобрительные препараты и препараты, применяемые для борьбы с вредными насекомыми.

Возникает вопрос: как фаги попадают на эти заводы? Есть два источника. Первый и, по-видимому, основной для антибиотической промышленности — это сами культуры, применяемые для получения антибиотиков. Все эти культуры лизогенные и содержат внутри своих клеток умеренные фаги. Сами умеренные фаги не опасны. Но в ряде случаев они могут измениться и стать вирулентными, т. е. способными лизировать культуру хозяина. Вирулентные фаги, накапливаясь на заводах, вызывают массовый лизис производственных культур.

Другим источником попадания фагов на производства является почва, которая содержит много фагов. Вместе с пылью фаги могут заноситься в заводские помещения и заражать производственную культуру.

В борьбе с фаголизисом, в особенности при производстве антибиотиков, большое значение имело экспериментальное получение активных фагоустойчивых культур. Такие культуры в настоящее время успешно применяются.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФАГОВ

Первыми были выделены фаги, активные против патогенных микроорганизмов (дизентерийной палочки).

Вполне естественно, что у исследователей многих стран возник вопрос об использовании фагов для лечения и профилактики инфекционных заболеваний, вызываемых бактериями (дизентерия, брюшной тиф, паратифы, холера и др.). Многочисленные исследования в этой области были проведены и в нашей стране. Результаты этих работ весьма разноречивы.

Имеются данные, показывающие несомненную эффективность фагов при лечении дизентерии и холеры. Во время Великой Отечественной войны некоторые хирурги успешно применяли фаги для борьбы с нагноением ран.

Вместе с этим накопились многочисленные данные об отсутствии лечебного эффекта при применении фагов. Одна из основных причин низкой эффективности или полного отсутствия лечебного эффекта заключается в неумелом подборе фагов для лечебных целей. Одна и та же болезнь, например дизентерия, может вызываться различными видами и разновидностями дизентерийных бактерий. Фаги, активные против одних дизентерийных бактерий, совершен-

но не влияют на другие. Это не всегда учитывалось в должной мере при приготовлении фаговых препаратов для лечения определенных заболеваний.

В последние годы фаги для лечебных целей почти не применяются. Определенное влияние на отрицательное отношение к использованию фагов в лечебных целях сыграло не только непостоянство результатов, но и появление многочисленных антибиотиков, а также разных хемотерапевтических препаратов.

Совершенно иначе обстоит дело с использованием фагов для профилактических целей. Убедительно показано, что при появлении в детских садах, яслях, школах дизентерийной инфекции использование препаратов фага предотвращает заболевание детей, имевших контакт с заболевшими. В настоящее время готовят сухие препараты фагов в виде драже.

Среди фагов встречаются такие, которые отличаются специфичностью, т. е. способны лизировать культуры только определенного вида или разновидности. Такие фаги, получившие название т и п о в ы х, успешно применяются при классификации культур. Есть специальные коллекции типовых фагов, активных против патогенных микроорганизмов. Эти фаги помогли выяснить источники многих заболеваний. При помощи специфических фагов можно установить наличие определенных патогенных и непатогенных форм микробов в воде и в выделениях кишечника, а также наличие фитопатогенных бактерий внутри семян растений.

Из лизогенных культур актиномицетов выделен ряд актинофагов, которые можно использовать при классификации актиномицетов. По чувствительности культуры актиномицета к определенному фагу можно было судить, какой она продуцирует антибиотик.

В последние годы было установлено, что способностью индуцировать лизогенные культуры обладают многие вещества с противоопухолевым действием. Поэтому лизогенные культуры стали успешно применяться в поисках антираковых веществ.

Фаги оказались весьма ценной, а в ряде случаев и незаменимой моделью для решения многих вопросов молекулярной биологии, генетики, общей вирусологии и онкологии.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ

А

Б

* Жирным шрифтом отмечены номера страниц с иллюстрациями.

В

Г

Д

Е

Ж

З

И

К

Л

М

Н

О

П

У

Ф

Х

Ц

Ч

Ш

Щ

Э

Я

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

A

G

H

I

J

K

L

M

N

Q

R

S

T

U

V

W

X

Z

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

СОДЕРЖАНИЕ

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

в шести томах

том

1

Редактор Н. В. КОРОЛЕВА

Редакторы карт
М. Я. ПОДОЛЬСКАЯ,
М. Д. КИСЕЛЕВА

Оформление художника
И. С. НОВОХАЦКОЙ

Цветные иллюстрации
А. В. КОНДРАТЬЕВА,
В. И. ПРЕОБРАЖЕНСКОЙ

Художественный редактор
В. Г. ЕЖКОВ

Технический редактор
М. Д. КОЗЛОВСКАЯ

Корректор
Е. А. БЛИНОВА

Составитель указателя
И. В. КУЗНЕЦОВА

Сдано в набор 8/X 1973 г. Подписано к печати 8/X 1974 г. $84\times108^{1}/_{16}$. Бумага тип. № 1. Печ. л. 30,5 + вкл. 4 л. Условн. л. 51,24 + вкл. 6,72. Уч.-изд. л. 57,92+ вкл. 7,18. Тираж 300 тыс. экз. Заказ 2606.

Издательство «Просвещение» Государственного комитета Совета Министров РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Московская типография № 2 Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, И-85, проспект Мира, 105.

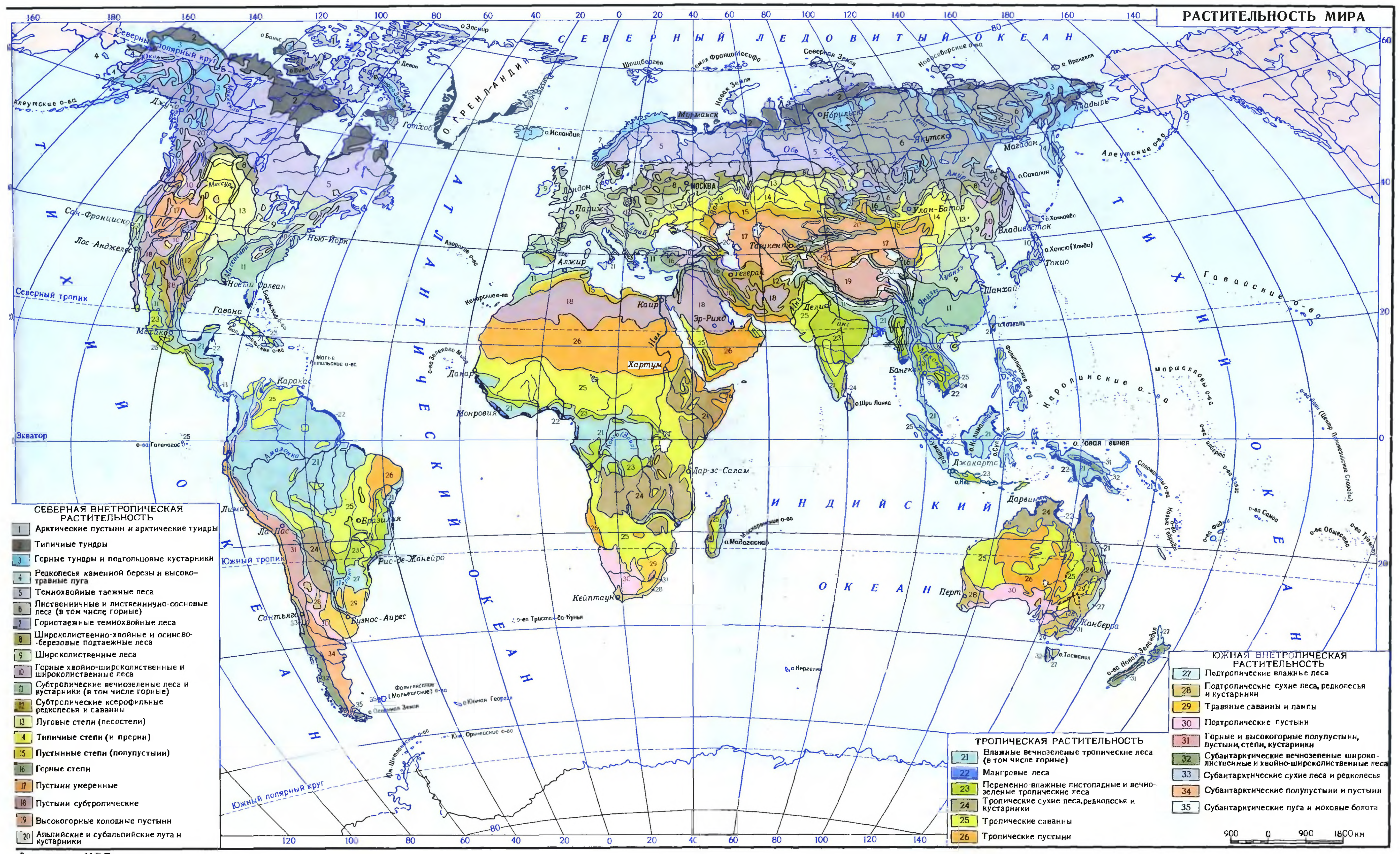
Цена 3 р. 60 к.

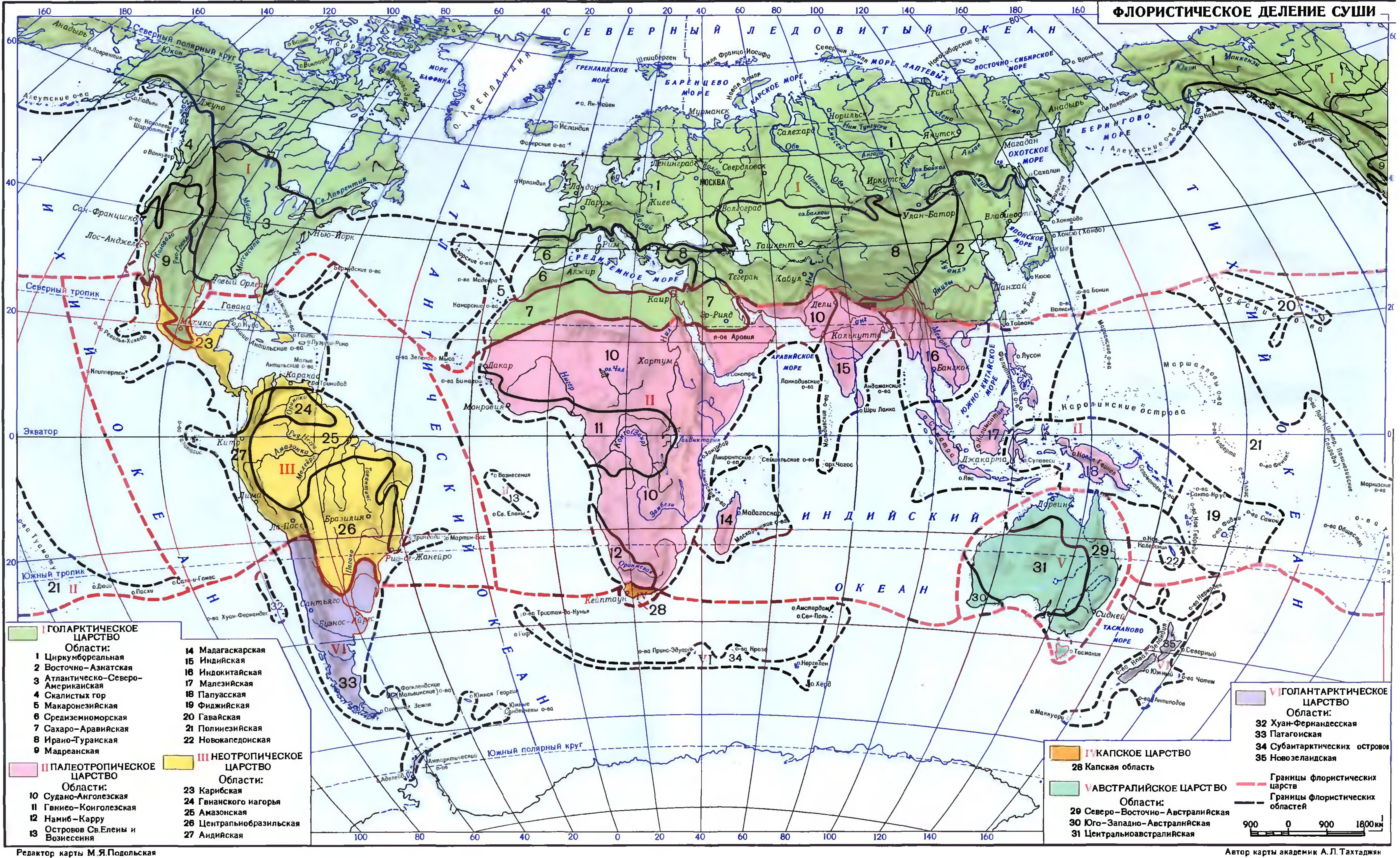
Жизнь растений. В 6-ти т. Гл. ред. чл.-кор.
Ж71 АН СССР, проф. А. А. Федоров. Т. 1. Введение. Бактерии и актиномицеты. Под ред. чл.-кор. АН СССР, проф. Н. А. Красильникова и проф. А. А. Уранова. М., «Просвещение», 1974.

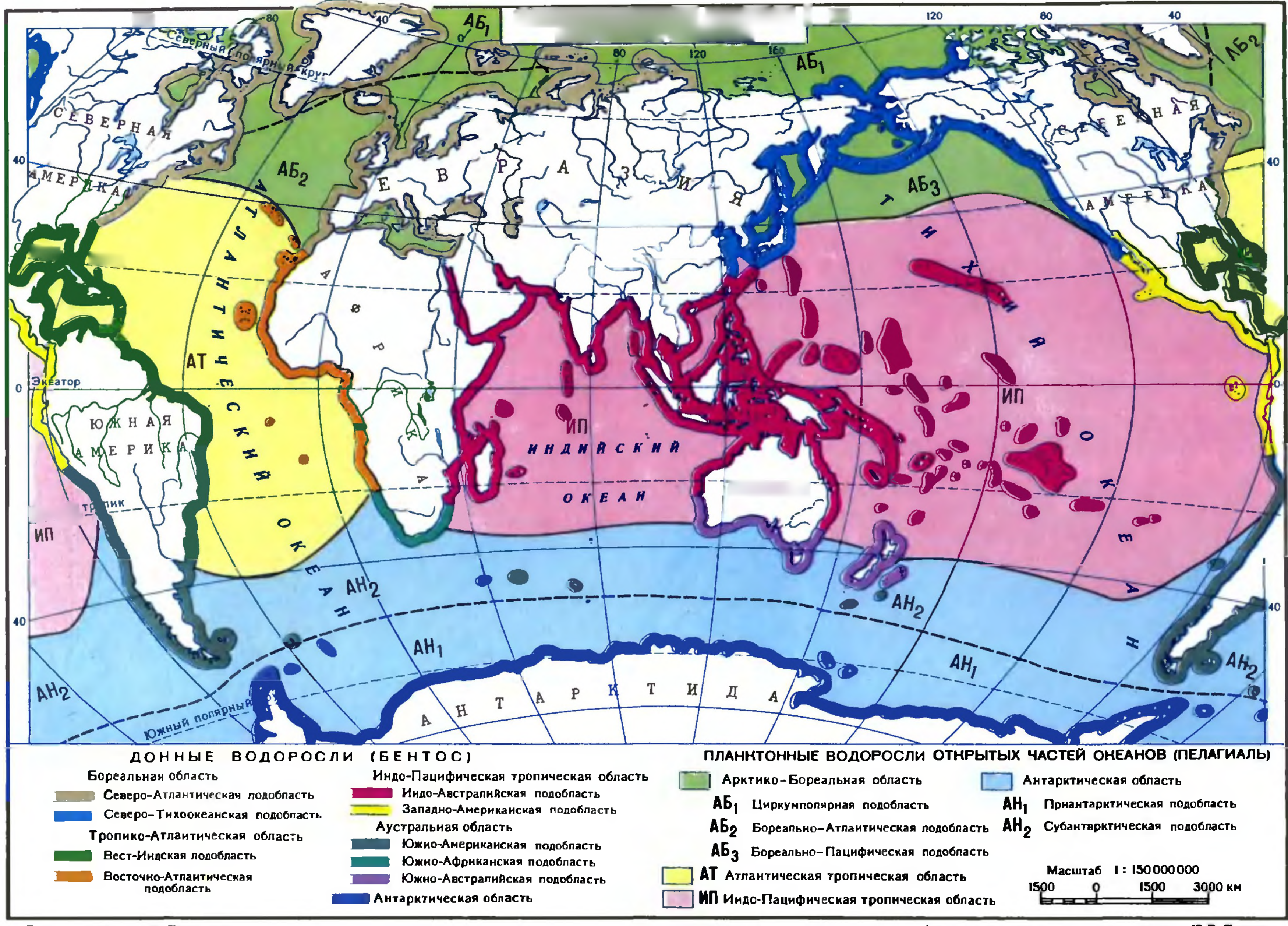
487 с. с ил.; 31 л. ил., карт.

Первый том издания «Жизнь растений» состоит из двух больших частей—введения и микробиологической части. Введение в популяркой форме освещает общие вопросы жизни и строения растений. В микробиологической (основной) части рассказывается о многообразии бактерий и актиномицетов — наиболее просто организованных организмов в мире растений. Том иллюстрирован оригинальными схемами, рисунками, микрофотографиями, цветными таблицами на вклейках.

$Ж\frac{60501-694}{103(03)-74}$ Подп. изд. 58


РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МИРА
СЕВЕРНАЯ ВНЕТРОПИЧЕСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
1 Арктические пустыни и арктические тундры
2 Типичные тундры
3 Горные тундры и подгольцовые кустарники
4 Редколесья каменной березы и высокотравные луга
5 Темнохвойные таежные леса
6 Лиственничные и лиственнично-сосновые леса (в том числе горные)
7 Горнотаежные темнохвойные леса
8 Широколиственно-хвойные и осиново-березовые подтаежные леса
9 Широколиственные леса
10 Горные хвойно-широколиственные и широколиственные леса
11 Субтропические вечнозеленые леса и кустарники (в том числе горные)
12 Субтропические ксерофильные редколесья и саванны
13 Луговые степи (лесостепи)
14 Типичные степи (и прерии)
15 Пустынные степи (полупустыни)
16 Горные степи
17 Пустыни умеренные
18 Пустыни субтропические
19 Высокогорные холодные пустыни
20 Альпийские и субальпийские луга и кустарники
ТРОПИЧЕСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
21 Влажные вечнозеленые тропические леса (в том числе горные)
22 Мангровые леса
23 Переменно-влажные листопадные и вечнозеленые тропические леса
24 Тропические сухие леса, редколесья и кустарники
25 Тропические саванны
26 Тропические пустыни
ЮЖНАЯ ВНЕТРОПИЧЕСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
27 Подтропические влажные леса
28 Подтропические сухие леса, редколесья и кустарники
29 Травяные саванны и пампы
30 Подтропические пустыни
31 Горные и высокогорные полупустыни, пустыни, степи, кустарники
32 Субантарктические вечнозеленые широколиственные и хвойно-широколиственные леса
33 Субантарктические сухие леса и редколесья
34 Субантарктические полупустыни и пустыни
35 Субантарктические луга и моховые болота
900 0 900 1800 км
Редактор карты М.Я. Подольская


ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ СУШИ
С Е В Е Р Н Ы Й   Л Е Д О В И Т Ы Й   О К Е А Н
А Т Л А Н Т И Ч Е С К И Й   О К Е А Н
Т И Х И Й   О К Е А Н
И Н Д И Й С К И Й   О К Е А Н
Северный полярный круг
Северный тропик
Экватор
Южный тропик
Южный полярный круг
I ГОЛАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО
Области:
1 Циркумбореальная
2 Восточно-Азиатская
3 Атлантическо-Северо-Американская
4 Скалистых гор
5 Макаронезийская
6 Средиземноморская
7 Сахаро-Аравийская
8 Ирано-Туранская
9 Мадреанская
II ПАЛЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО
Области:
10 Судано-Анголезская
11 Гвинео-Конголезская
12 Намиб-Карру
13 Островов Св.Елены и Вознесения
14 Мадагаскарская
15 Индийская
16 Индокитайская
17 Малезийская
18 Папуасская
19 Фиджийская
20 Гавайская
21 Полинезийская
22 Новокаледонская
III НЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО
Области:
23 Карибская
24 Гвианского нагорья
25 Амазонская
26 Центральнобразильская
27 Андийская
IV КАПСКОЕ ЦАРСТВО
28 Капская область
V АВСТРАЛИЙСКОЕ ЦАРСТВО
Области:
29 Северо-Восточно-Австралийская
30 Юго-Западно-Австралийская
31 Центральноавстралийская
VI ГОЛАНТАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО
Области:
32 Хуан-Фернандесская
33 Патагонская
34 Субантарктических островов
35 Новозеландская
Границы флористических царств
Границы флористических областей
900 0 900 1800 км
Редактор карты М.Я.Подольская
Автор карты академик А.Л.Тахтаджян



Редактор карты М. Я. Подольская

Автор карты кандидат биологических наук Ю.Е. Петров

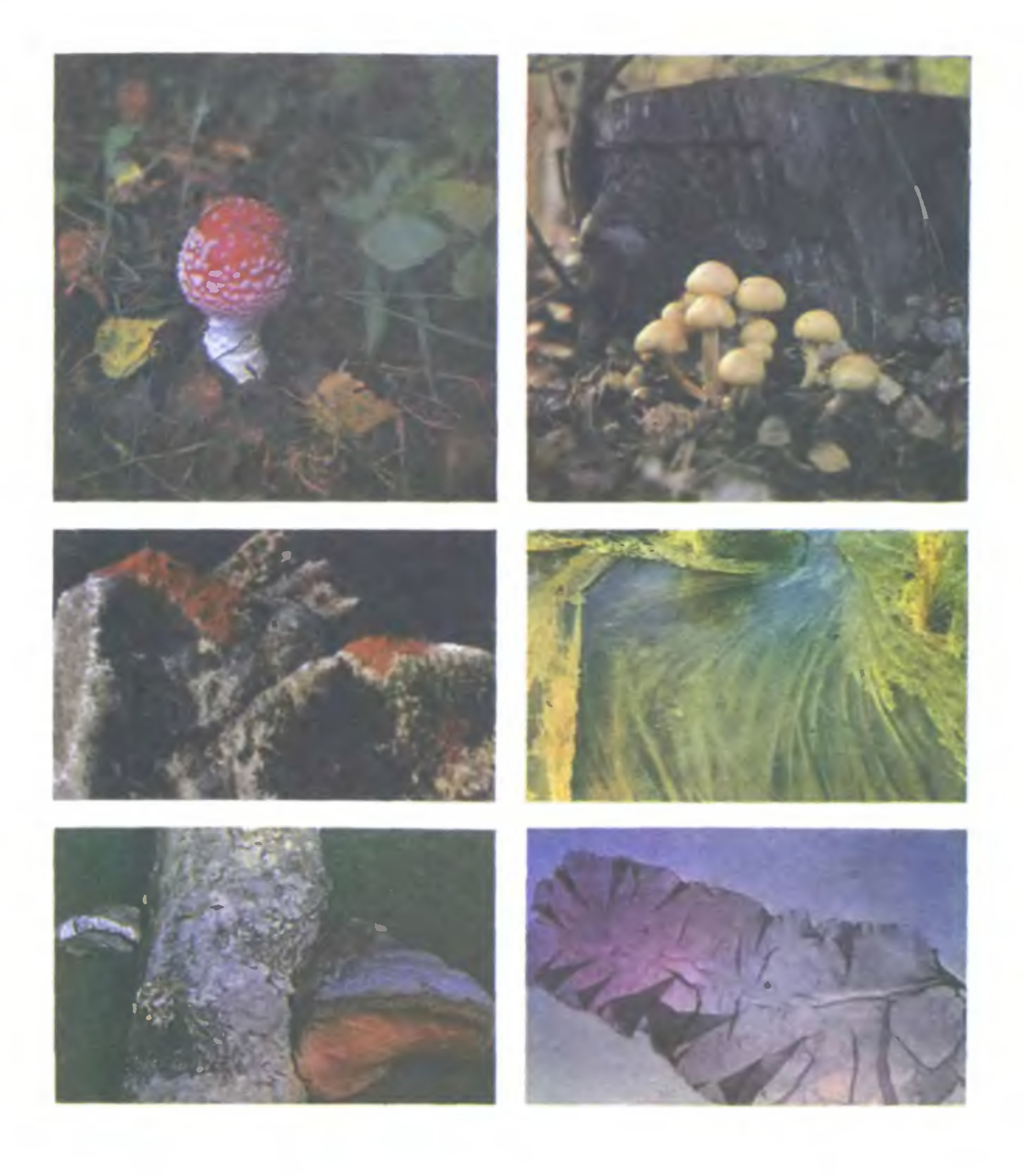


Таблица 1. **Водоросли, грибы и лишайники:**

вверху слева — мухомор; вверху справа — опята; в середине слева — накипные лишайники (на скалах); в середине справа — нитчатая водоросль (в горячем источнике); внизу слева — трутовик; внизу справа — порфира.



Таблица 2. **Мхи и печеночник:**

вверху — маршанция; внизу — мхи (слева направо): плевроциум, сфагнум, политрихум.



Таблица 3. **Лишайники, папоротники, хвощи:**

вверху слева — пармелия (на стволе дерева); вверху справа — ксантория (на ветке дерева); внизу ва — папоротник; внизу справа — хвощ.



Т а б л и ц а 4. **Голосеменные:**

в в е р х у — можжевельник; в н и з у с л е в а — ель; в н и з у с п р а в а — лиственница (осенью).





Таблица 5. **Покрытосеменные:**

вверху слева — цветок магнолии; вверху справа — цветки яблони; внизу — лотос.



Таблица 6. **Покрытосеменные:**

вверху (слева направо) — колокольчики, пеларгониум, шафран (крокус); внизу слева — астры; внизу справа — репейник.

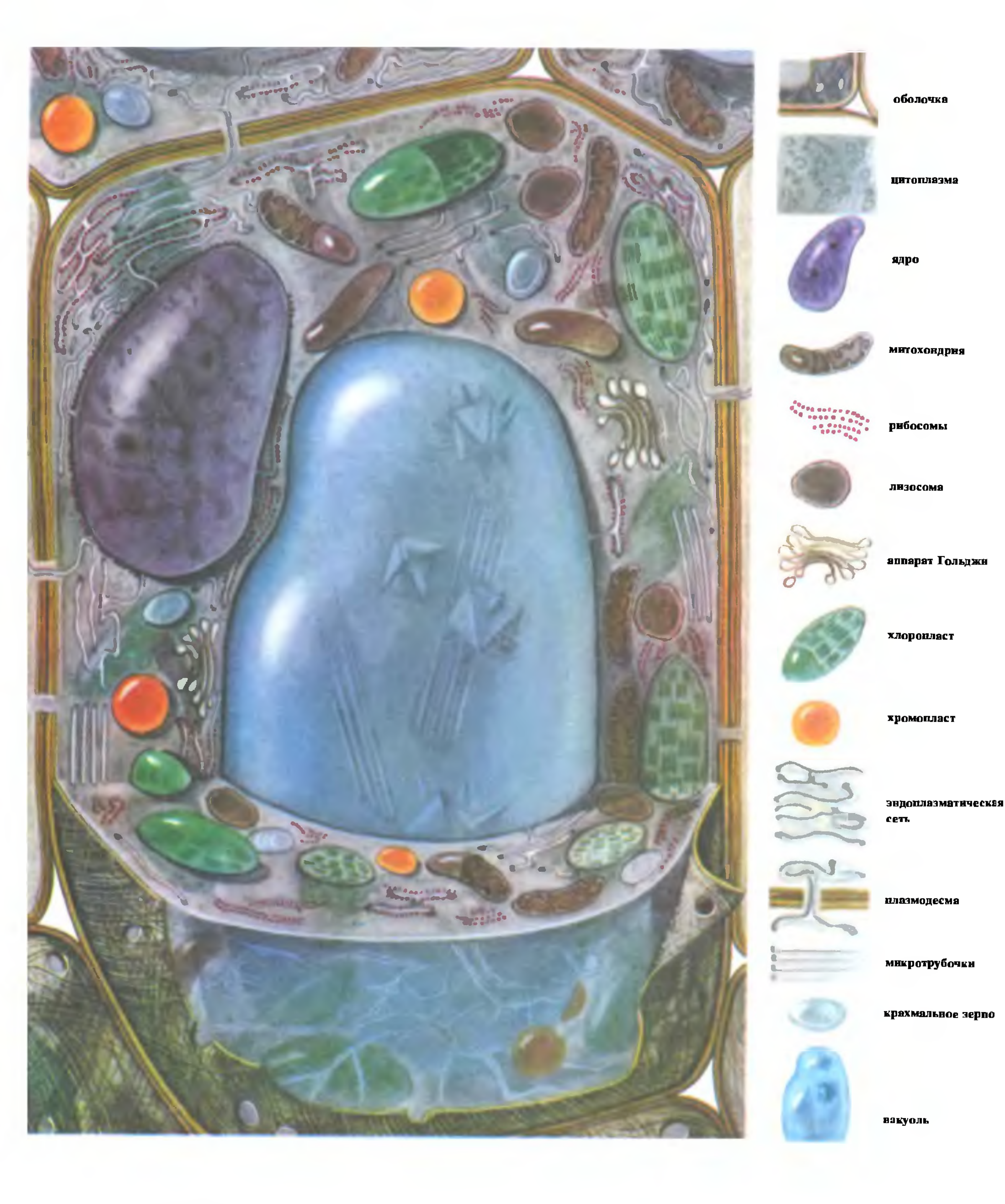


Таблица 7. **Схема строения растительной клетки.**

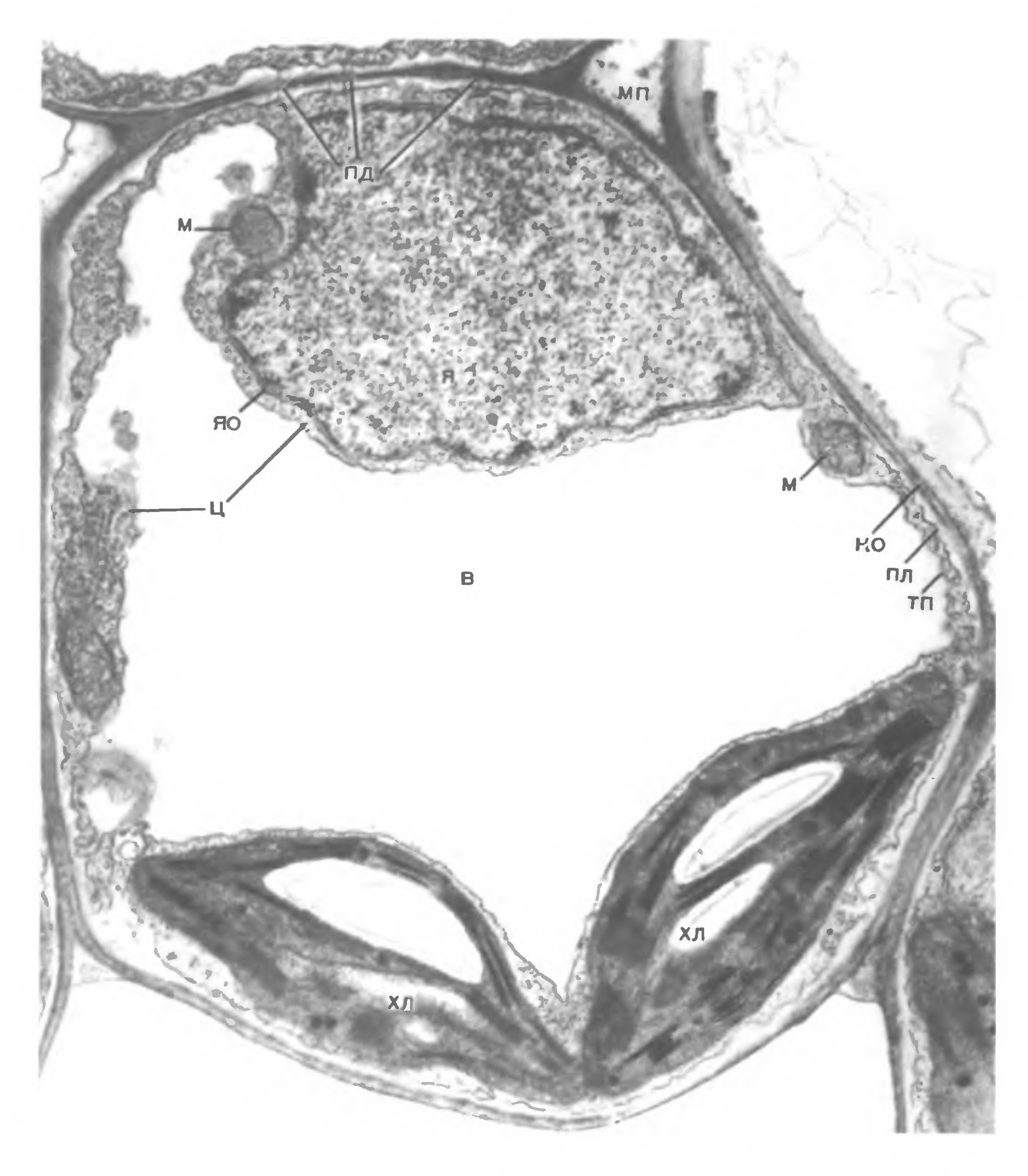


Таблица 8. **Клетка из губчатой паренхимы листа коровяка (Verbascum thapsus).** Электронная микрофотография (увел. х 25 000) М. Ф. Даниловой:

ко — клеточная оболочка; *пд* — плазмодесмы, соединяющие цитоплазму соседних клеток; *мп* — межклеточное пространство; *ц* — цитоплазма; *я* — ядро; *в* — вакуоль; *яо* — ядерная оболочка; *м* — митохондрии; *хл* — хлоропласты; *пл* — плазмалемма; *тп* — тонопласт.

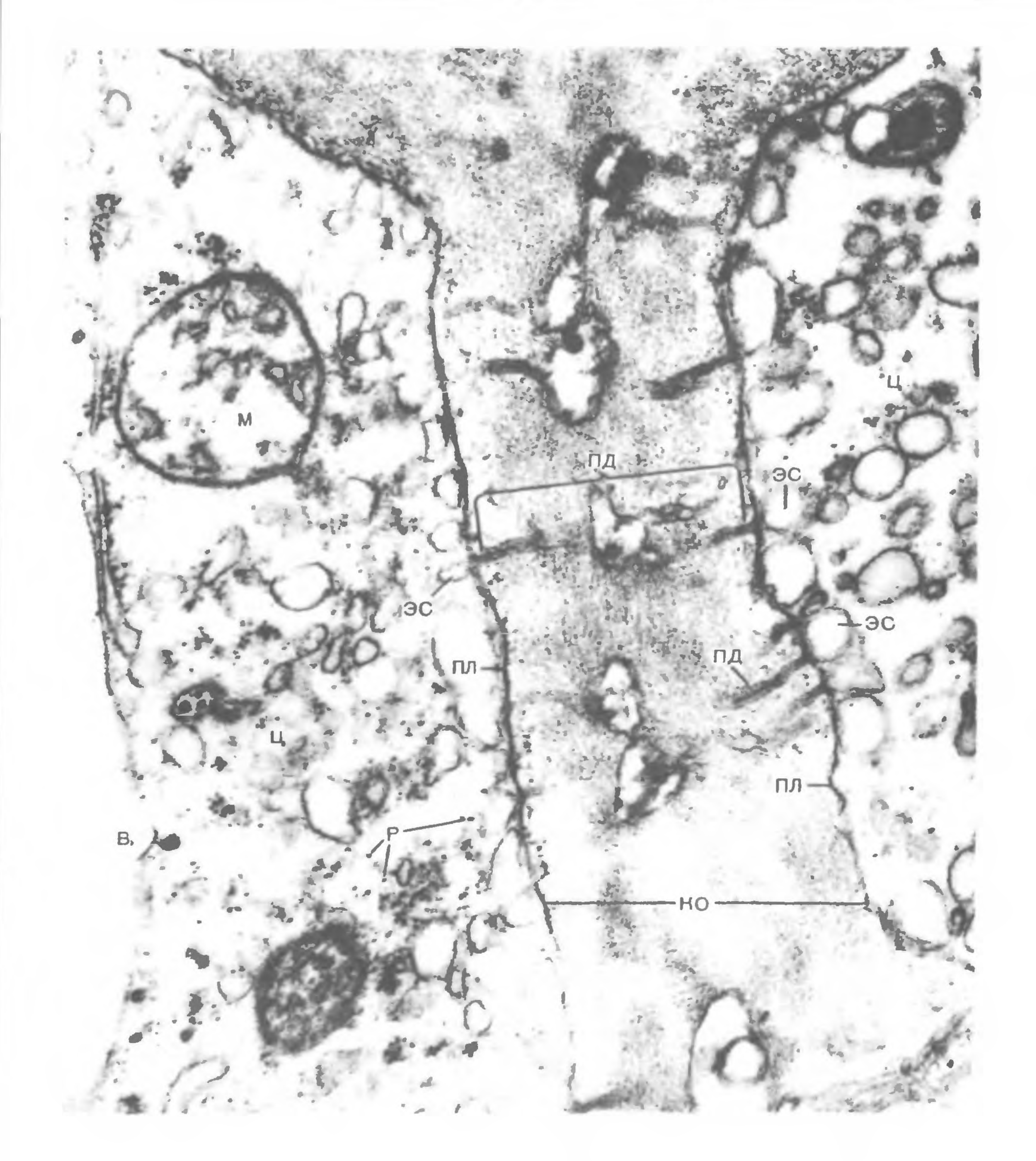


Таблица 9. **Участок слившихся оболочек двух смежных клеток и прилегающие к нему участки цитоплазмы этих клеток. Паренхимные клетки коры корня ели (Picea abies).** Электронная микрофотография (увел. х 75 000) А. Е. Васильева:

ко — клеточные оболочки; *пл* — плазмалемма; *пд* — плазмодесмы, некоторые из которых видны не по всей своей длине, так как они тянутся не строго в плоскости среза; *ц* — цитоплазма; *эс* — элементы эндоплазматической сети (многие каналы перерезаны поперек); видна связь эндоплазматической сети с плазмодесмами; *м* — митохондрия; *р* — рибосомы; *в* — вакуоль.

Т а б л и ц а 10. **Структура растительной клетки.**

В в е р х у — гранулярная эндоплазматическая сеть в цитоплазме развивающегося корнеаого аолоска редиса (Raphanus sativus). Электронная микрофотография (увел. х 103 000) М. Ф. Даниловой: *эс* — каналы эндоплазматической сети: *р* — рибосомы; *м* — митохондрия. В н и з у с л е в а — митохондрия в развивающемся корневом волоске редиса (Raphanus sativus). Электронная микрофотография (увел. х 85 000) Е. А. Мирославова: *м* — митохондрия; *об* — оболочка; *гр* — гребни; *пл* — плазмалемма (под ней видна часть оболочки клетки); *эс* — каналы эндоплазматической сети, на внешних поверхностях которых видны рибосомы; *р* — свободные рибосомы в цитоплазме. В н и з у с п р а в а — аппарат Гольджи в цитоплазме развивающегося корневого волоска редиса (Raphanus sativus). Электронная микрофотографня (увел. х 52 000) М. Ф. Даниловой: *аг* — аппарат Гольджи, видны срезы плоских мешочков и пузырьков.

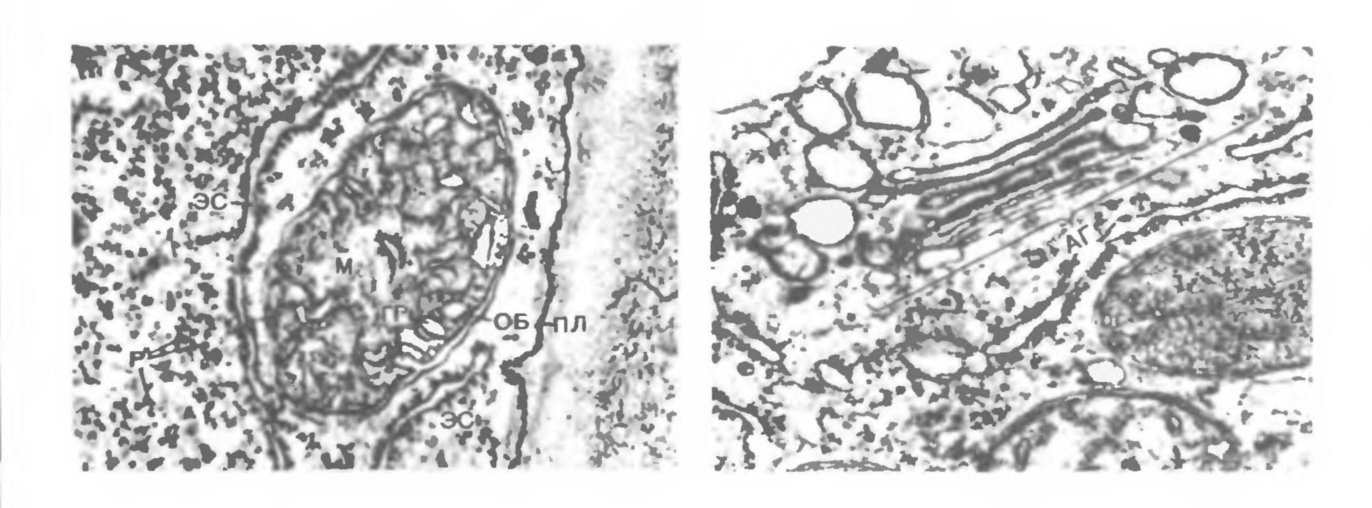
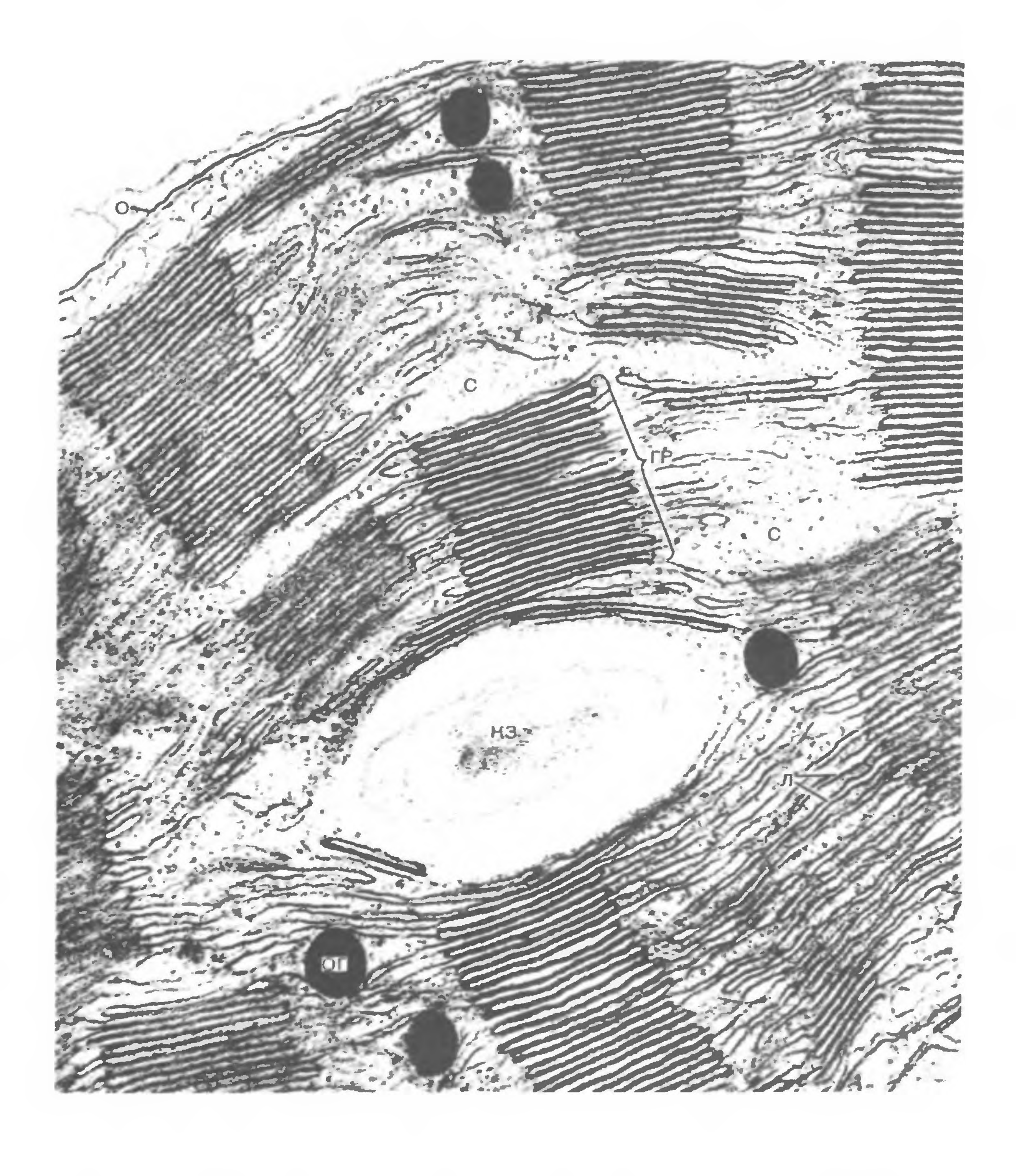




Таблица 11. **Хлоропласт из клетки листа огурца (Cucumis sativus).** Электронная микрофотография (увел. х 48 000) Е. А. Мирославова:

о — оболочка хлоропласта; *л* — межгранные ламеллы; *гр* — граны; *с* — строма; *кз* — крахмальные зерна; *ог* — осмиофильные гранулы (капли жироподобных веществ); *м* — митохондрия.



Т а б л и ц а 12. **Фрагмент хлоропласта из паренхимной клетки листа кукурузы (Zea mais).** Электронная микрофотография (увел. х 100 000) Е. А. Мирославова:

о — оболочка хлоропласта; *л* — межгранные ламеллы; *г* — граны; *с* — строма; *кз* — крахмальное зерно; *ог* — осмиофильные гранулы.



Таблица 13. **Альпийские растения:**

вверху (слева направо) — колокольчик, астра альпийская, фиалка; внизу слева — эдельвейс; внизу справа — мак альпийский.



Таблица 14. **Жизненные формы** (кустарники):

вверху слева — «шпалерная» ива (Salix reticulata); вверху справа — толокнянка (Arctous alpina); внизу — кедровый стланик.

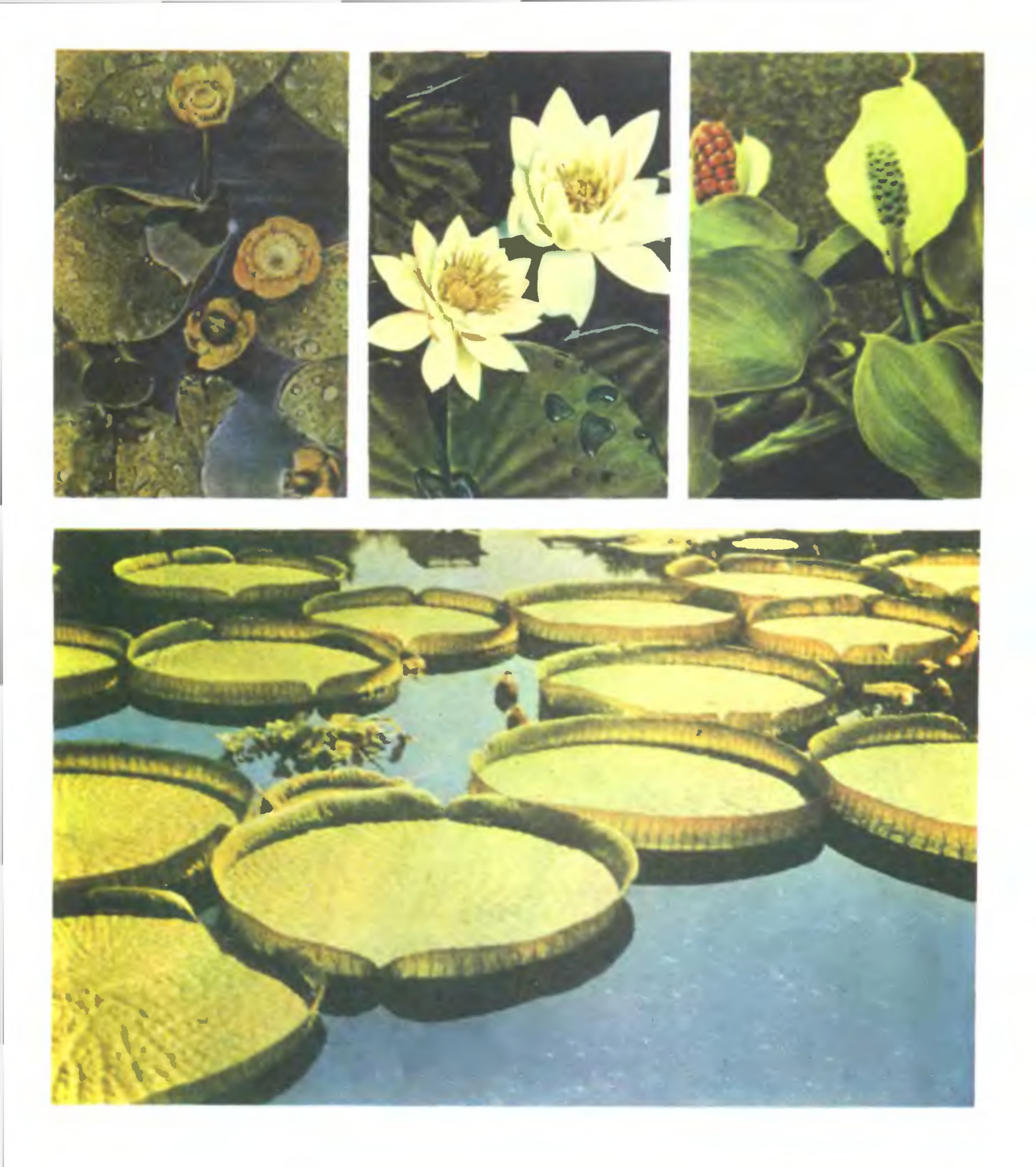


Таблица 15. **Жизненные формы** (водные травы):

вверху (слева направо) — желтая кубышка, белая кувшинка, калла (белокрыльник); внизу — виктория регия.



Т а б л и ц а 16. **Жизненные формы** (травы наземные — паразитные и насекомоядные): **в в е р х у** (слева направо) — петров крест, непентес, росянка; **в н и з у** — раффлезия.



Таблица 17. **Жизненные формы:**

вверху слева — бутылочные деревья (Австралия) рода Brachychiton; вверху справа — древовидный крестовик; внизу — вельвичия (пустыня Намиб).

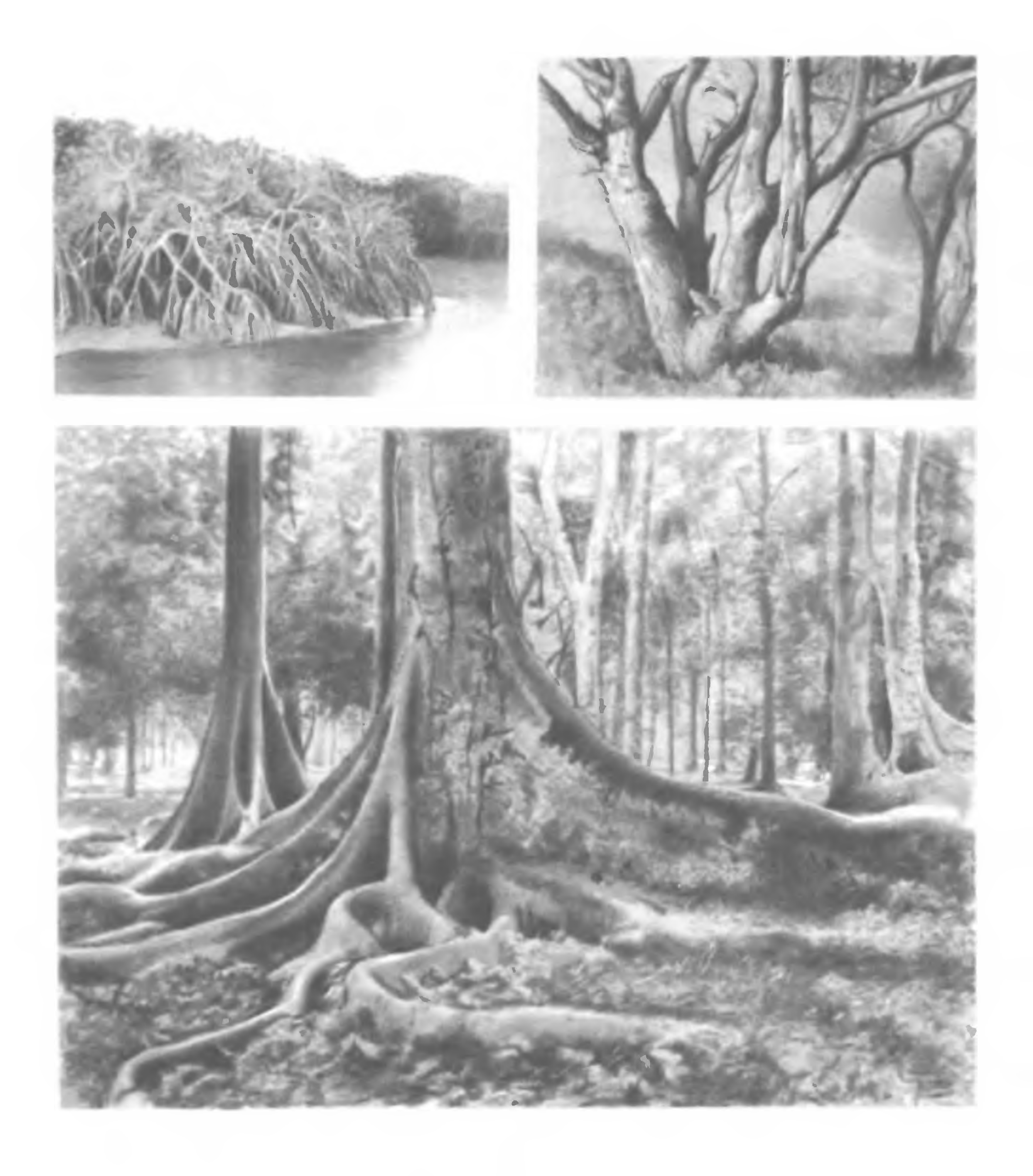


Таблица 18. **Жизненные формы:**

вверху слева — мангровые заросли (видны ходульные корни); вверху справа — многоствольное дерево фисташки; внизу — досковидные корни фикуса (Ficus variegata).

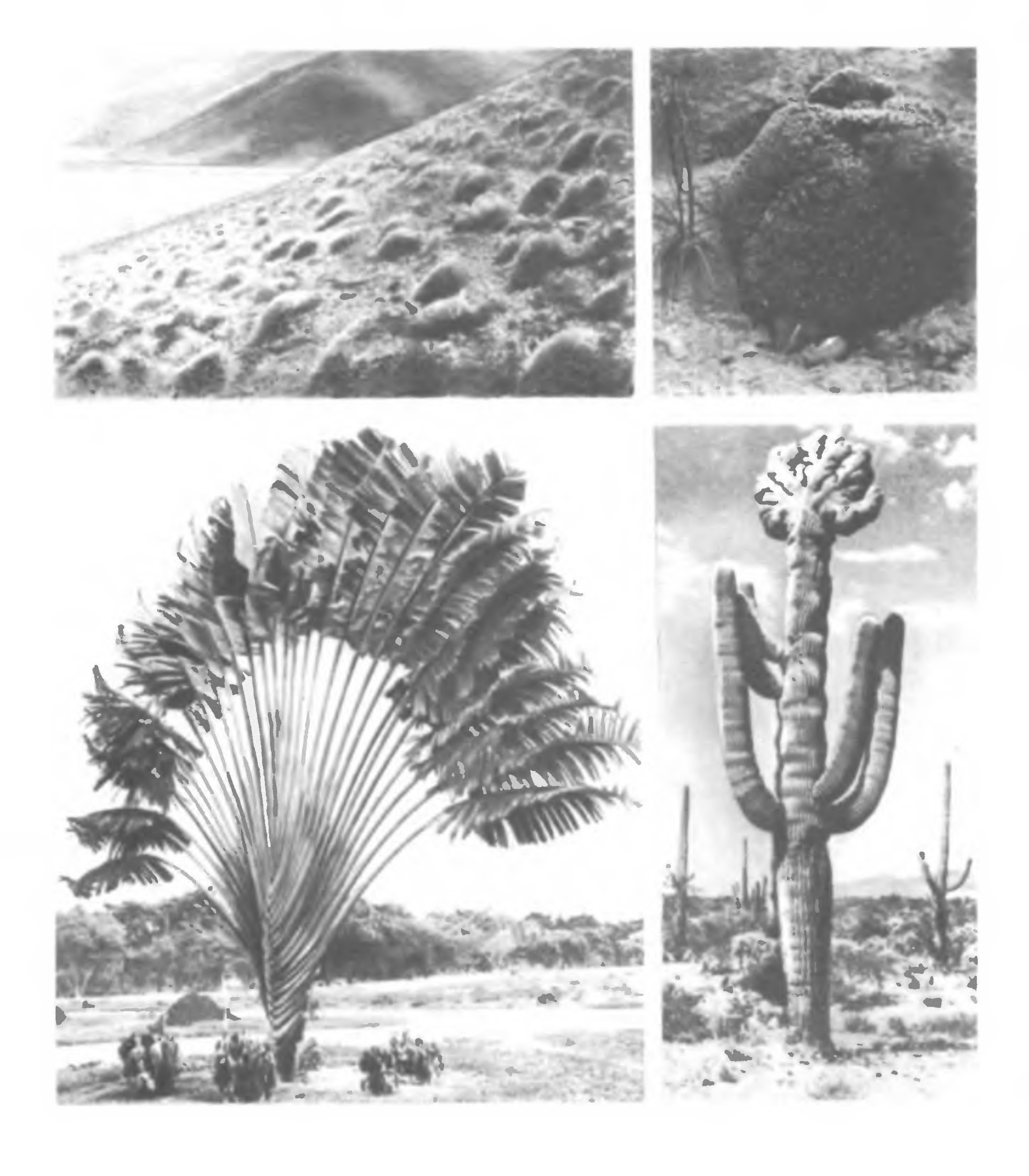


Таблица 19. **Жизненные формы:**

вверху слева — подушка акантолимона на Памире; вверху справа — одна из этих подушек; внизу слева — «дерево путешественников»; внизу справа — древовидные кактусы.

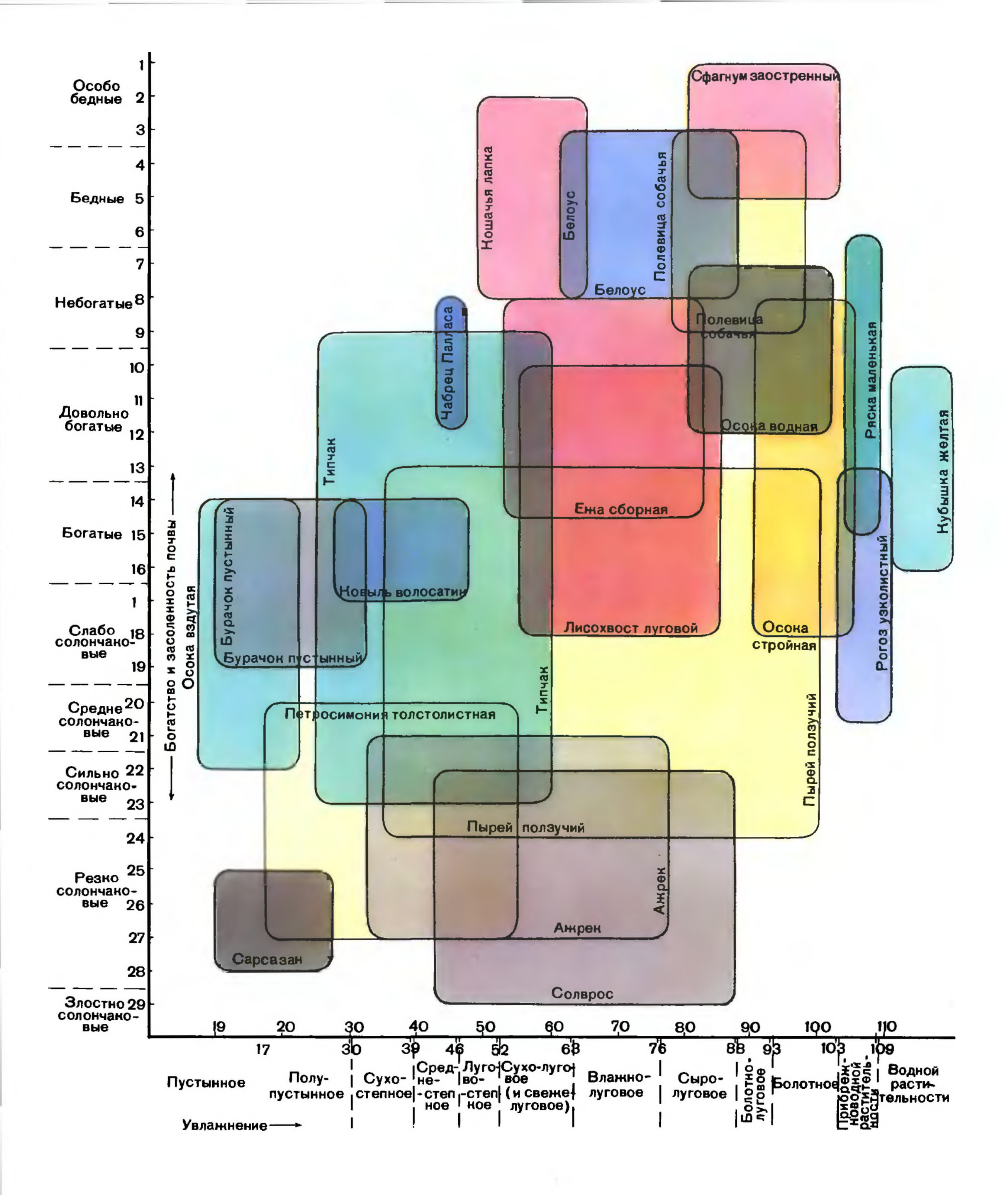


Таблица 20. **Распределение некоторых видов растений в зависимости от увлажнения и богатства почв (схемв).**



Таблица 21. **Дикие полезные растения:**

вверху слева — дикий лук; вверху справа — лимонник; внизу слева — женьшень; внизу справа — белена.



Таблица 22. **Культурные растения:**

вверху слева — слива; вверху справа — какао; внизу — персик.



Таблица 23. **Культурные растения:**

в в е р х у с л е в а — фисташка; в в е р х у с п р а в а — яблоня; в н и з у — лимон.

Таблица 24. **Культурные растения:**

в в е р х у (слева направо) — хлопчатник, подсолнечник, красный перец; в н и з у — кукуруза.

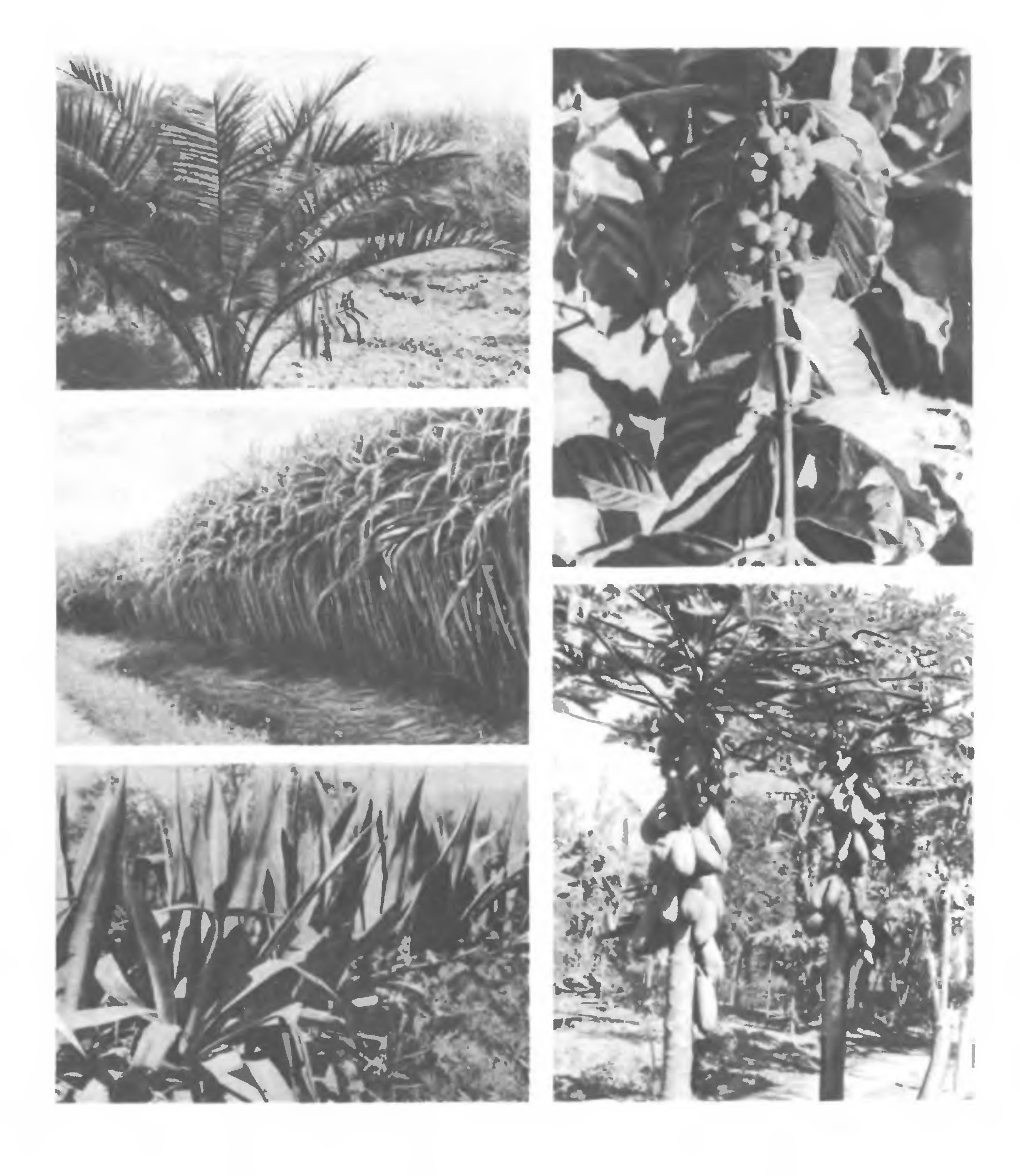


Таблица 25. **Культурные растения:**

слева вверху — масличная пальма; слева в середине — сахарный тростник; слева внизу — длиннолистная агава; справа вверху — кофейное дерево; справа внизу — дынное дерево.



Таблица 26. **Леса:**
вверху слева — березовая роща; вверху справа — широколиственный лес; внизу — сосновый бор.

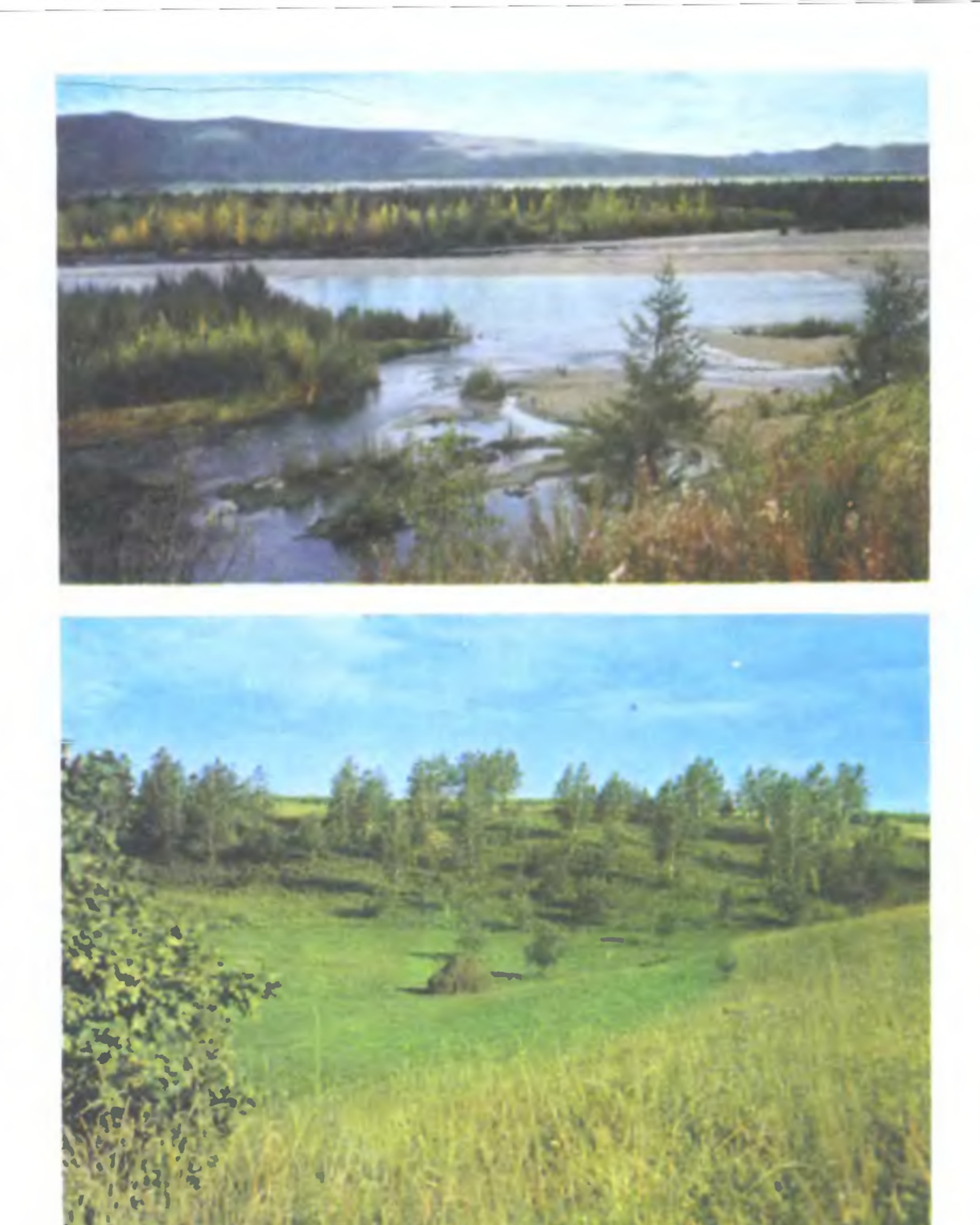


Таблица 27. **Пойма и степь:**
вверху — пойма горной реки (истоки Колымы); внизу — разнотравная степь (видны березовые колки).



Таблица 28. **Луговые травы:**

вверху слева — сон-трава; вверху справа — иван-да-марья; внизу слева — астрагал; внизу справа — чина.



Таблица 29. **Лесные травы:**

в в е р х у с л е в а — печеночница: в в е р х у с п р а в а — вероника; в н и з у с л е в а — майник; в н и з у с п р а в а — ландыш.

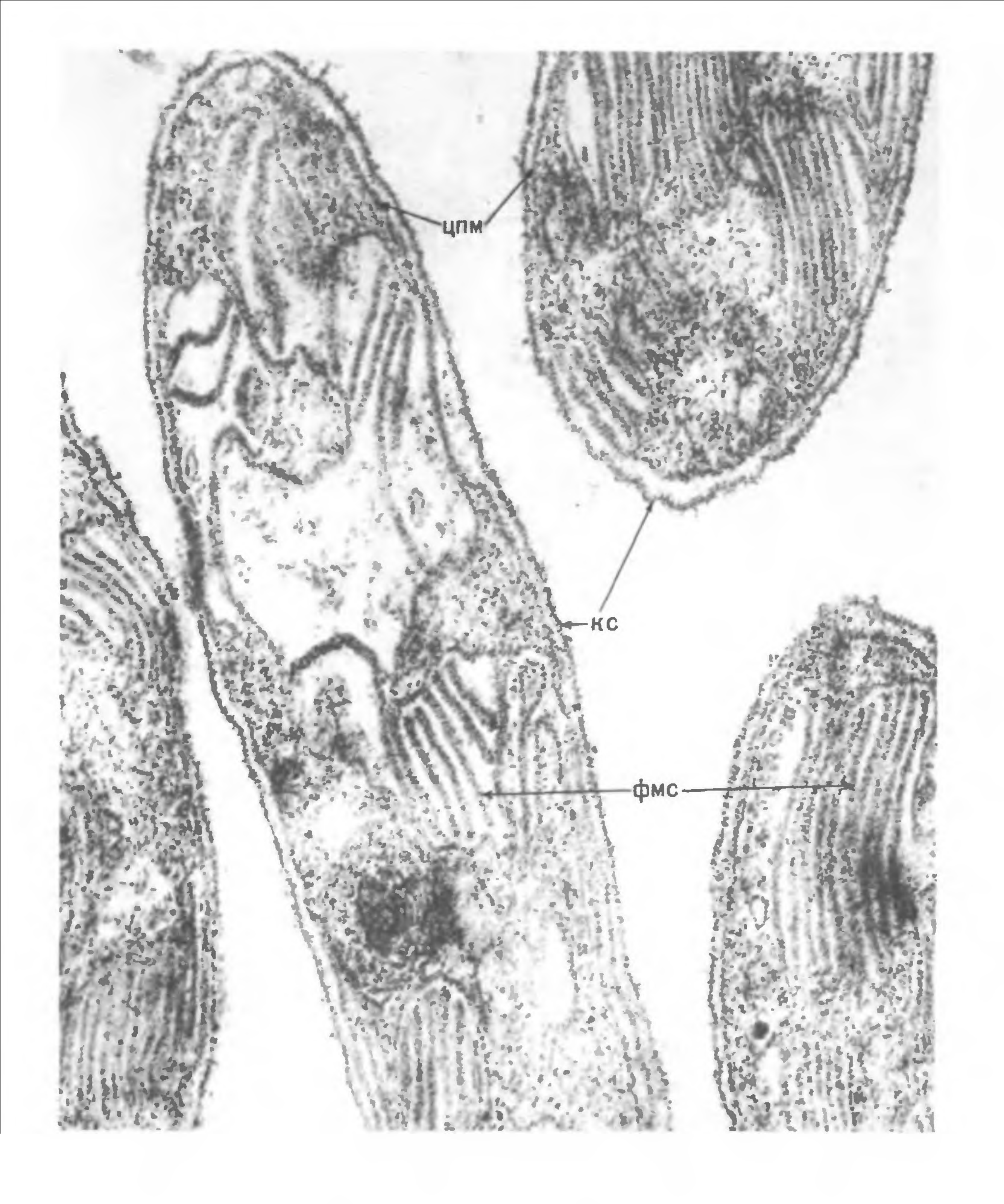


Таблица 30. **Тонкое строение клеток грамотрицательных фотосинтезирующих бактерий Ectothiorodospira shaposhnikovii:**

кс — клеточная стенка; *цпм* — цитоплазматическая мембрана; *фмс* — фотосинтетические мембранные структуры (увел. х 60 000) (фото Ж. В. Соловьевой).

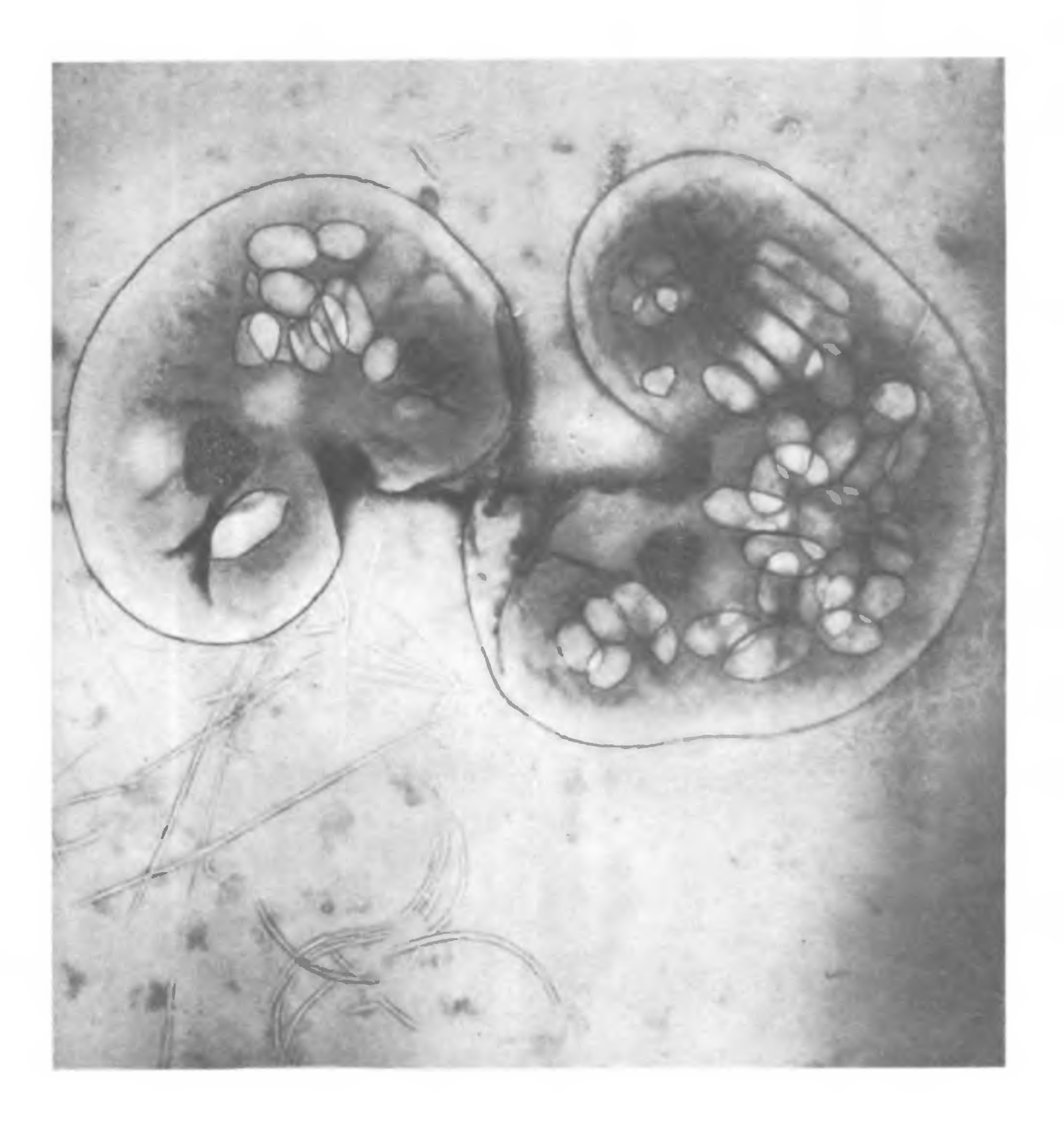


Таблица 31. **Бобовидные клетки с газовыми вакуолями новой почвенной бактерии Renobacter vacuolatum** (увел. х 70 000) (фото Д. И. Никитина).

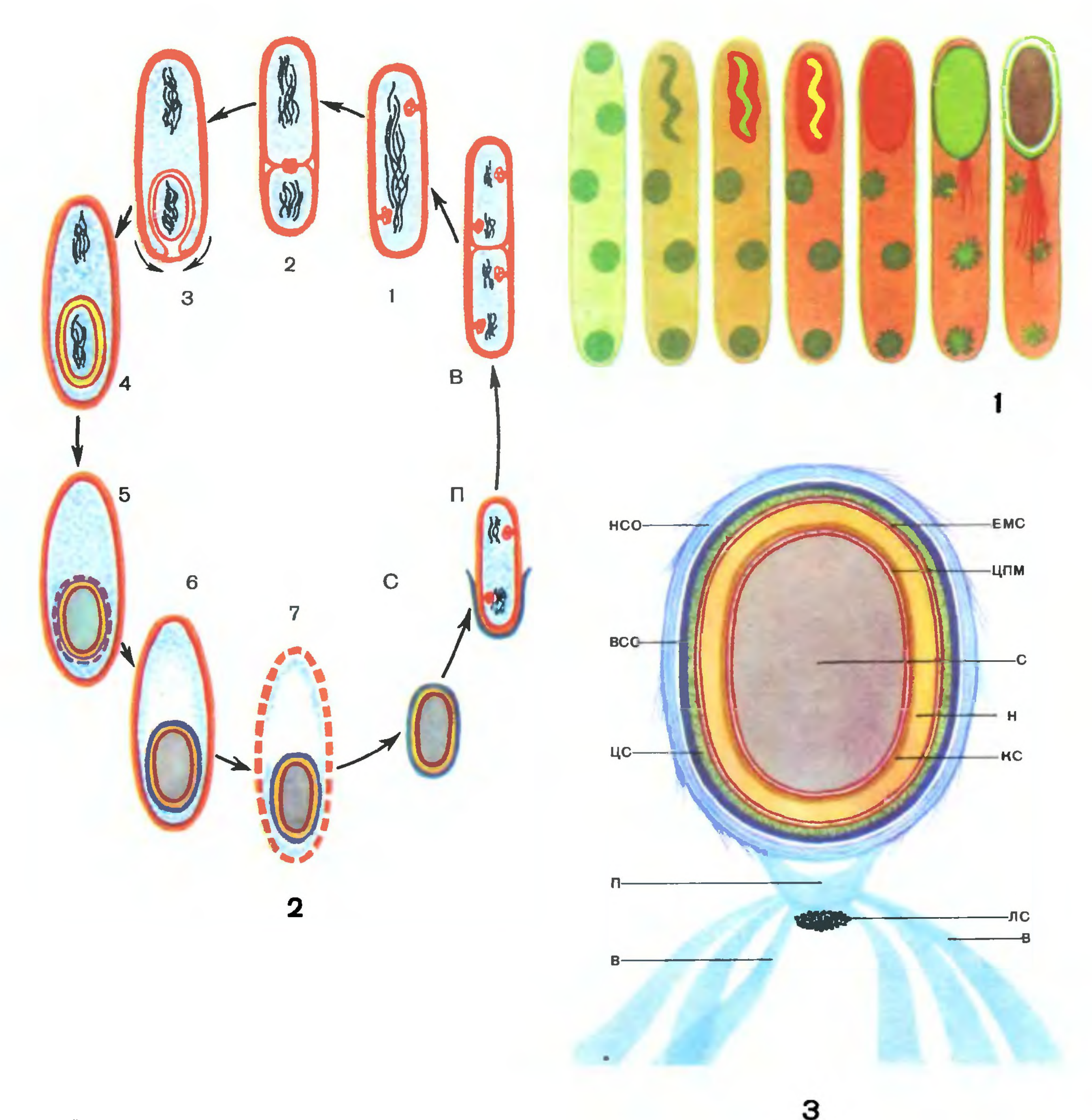


Таблица 32. **Спорообразующие анаэробные бактерии.**

Схема 1. Процесс спорообразования по данным люминесцентной микроскопии (объяснение в тексте).
Схема 2. Цикл развития спорообразующих бактерий: *в* — деление вегетативных клеток 1—7 стадии спорообразования: *1* — образование осевого хроматинового тяжа; *2* — образование споровой перегородки (септы); *3* — «поглощение» протопластом материнской клетки септированного участка цитоплазмы с ядром; *4* — формирование кортекса; *5* — начало формирования оболочки споры; *6* — завершение образования оболочки и созревание споры; *7* — лизис материнской клетки и освобождение спор; *с* — свободная зрелая спора; *п* — прорастание споры. Темные извитые нити — ДНК, красным цветом обозначены мембраны вегетативной клетки и споры, голубым — цитоплазма, желтым — клеточная стенка, синим — оболочка споры.
Схема 3. Строение зрелой споры: *с* — сердцевина споры; *цпм* — цитоплазматическая (внутренняя) мембрана споры; *вмс* — внешняя мембрана споры; *кс* — зародышевый слой клеточной стенки; *к* — кортекс; *цс* — слой цитоплазмы между внешней мембраной споры и оболочкой; *всо* — внутренний слой споровой оболочки; *нсо* — наружный слой споровой оболочки; *в* — выросты на спорах; *п* — подушечка, прикрепляющаяся к споре; *лс* — линзовидная структура, состоящая из гранулярного вещества.

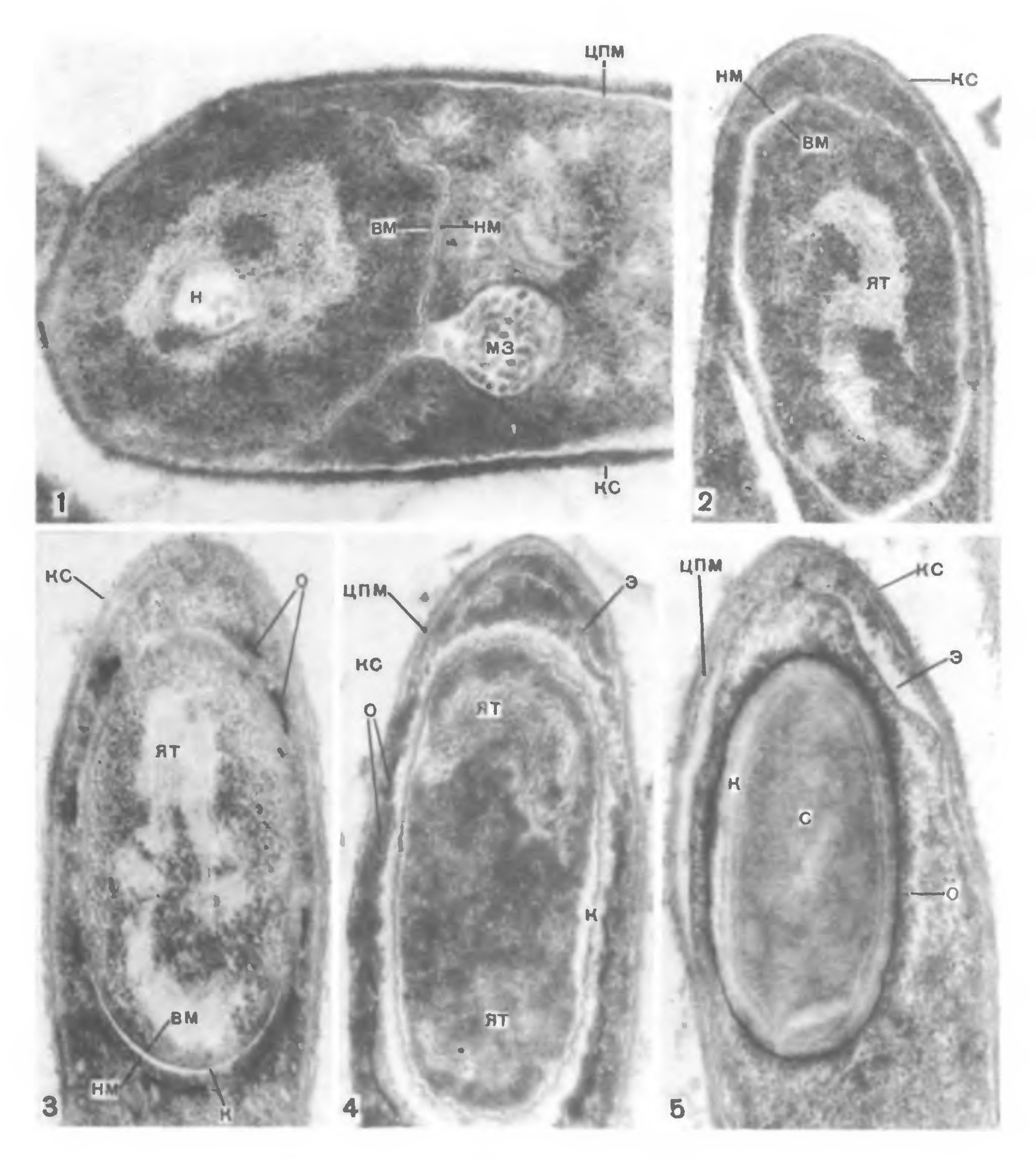


Таблица 33. **Спорообразование у анаэробиых бвктерий:**

1 — Clostridium sporotrichum, инвагинация мембраны и образование септы в начале спорообразования: *цпм* — цитоплазматическая мембрана; *вм* — внутренняя мембрана проспоры; *нм* — наружная мембрана проспоры; *мз* —мезосомы; *н* — нуклеоид; *м* — инвагинирующие мембраны; *2* — Cl. sporofasciens, образование проспоры, окруженной двумя мембранами: *нм* — наружная мембрана проспоры; *вм* — внутренняя мембрана проспоры; *кс* — клеточная стенка; *ят* — ядерный тяж; *3* — Cl. sporotrichum, начало закладки споровой оболочки: *о* — листкв оболочки; *нм* — наружная мембрана проспоры; *ят* — ядерный тяж; *кс* — клеточная стенка; *вм* — внутренняя мембрана проспоры; *к* — кортекс; *4* — Cl. penicillum, нуклеоид в проспоре: *о* — оболочка проспоры; *к* — кортекс; *э* — экзоспориум; *цпм* — цитоплазматическая мембрана; *ят* — ядерный тяж; *кс* — клеточная стенка материнской клетки; *5* — Cl. penicillum, завершение образования споровой оболочки, созревание сердцевины: *кс* — клеточная стенка материнской клетки; *о* — оболочка; *э* — экзоспориум; *цпм* — цитоплазматическая мембрана; *к* — кортекс; *с* — сердцевина споры.

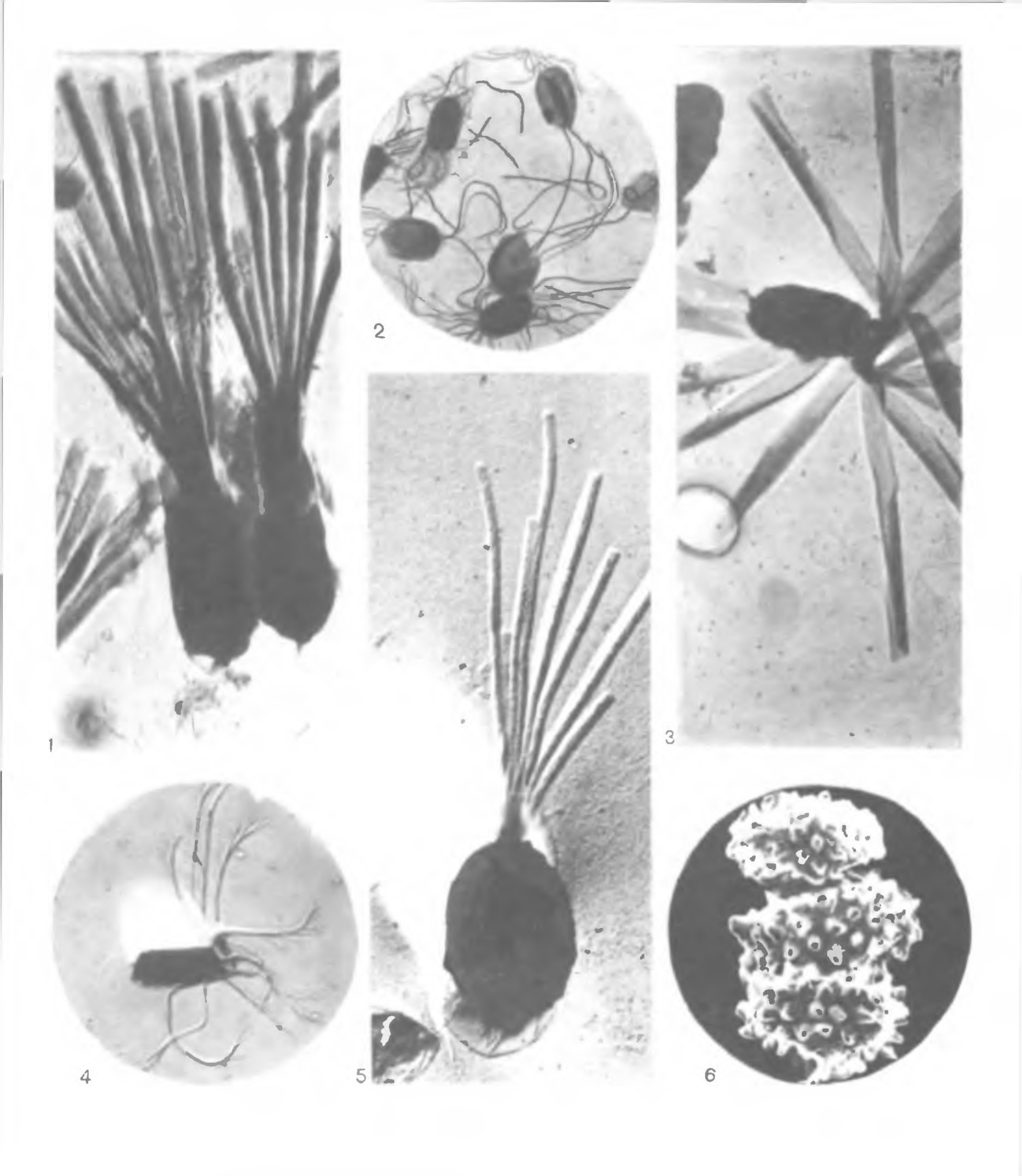


Таблица 34. **Спорообразующие анаэробные бактерии:**

1 — Clostridium penicillum, трубчатые выросты на спорах; *2* — Cl. sporotrichum, жгутиковидные отростки на спорах; *3* — Cl. taeniosporum, лентовидные выросты на спорах; *4* — Cl. sporopenatum, перистые выросты на спорах; *5* — Cl. sartagoformum, трубчатые выросты на спорах; *6* — Clostridium sp., споры с шипами на поверхности оболочки.

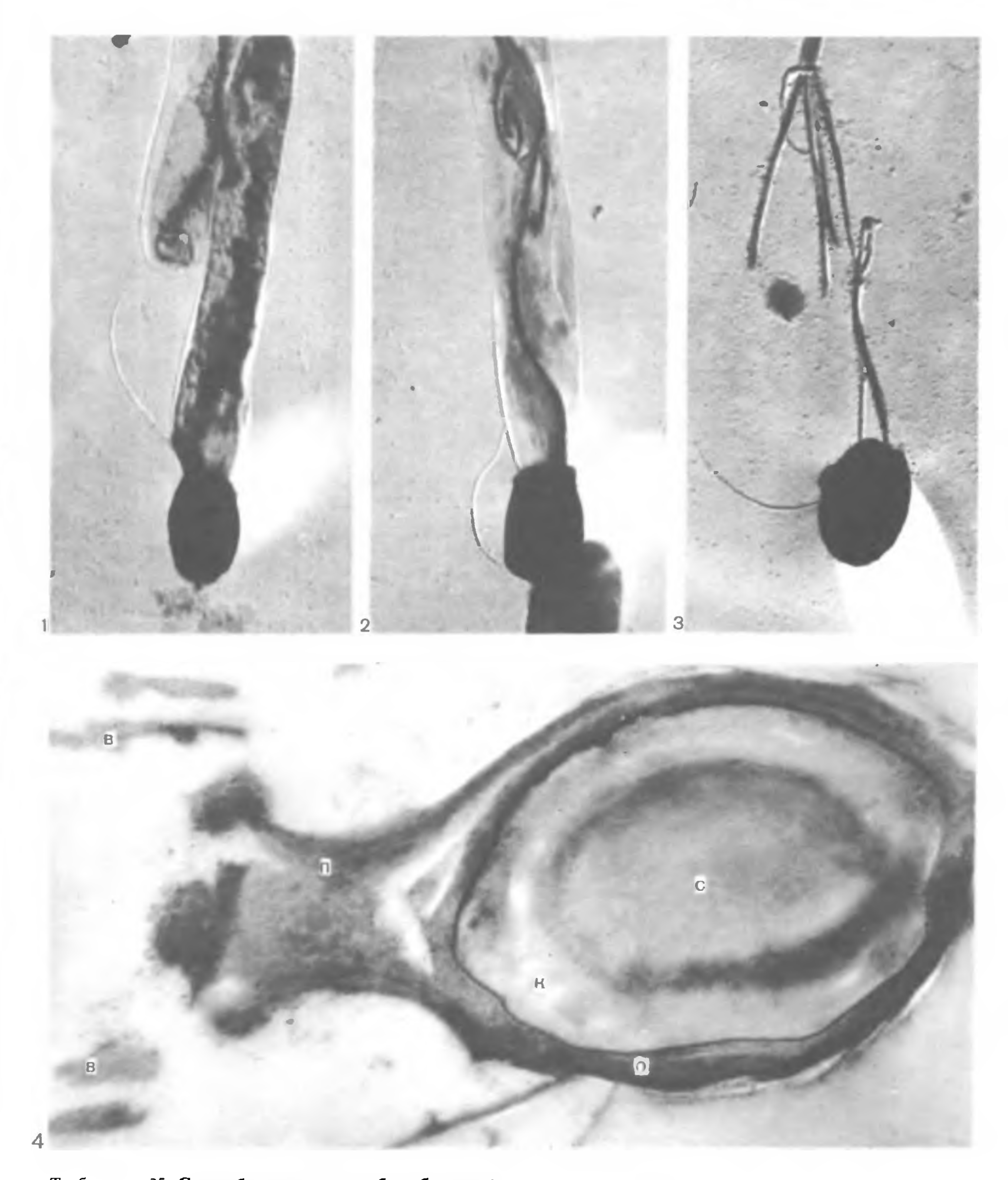
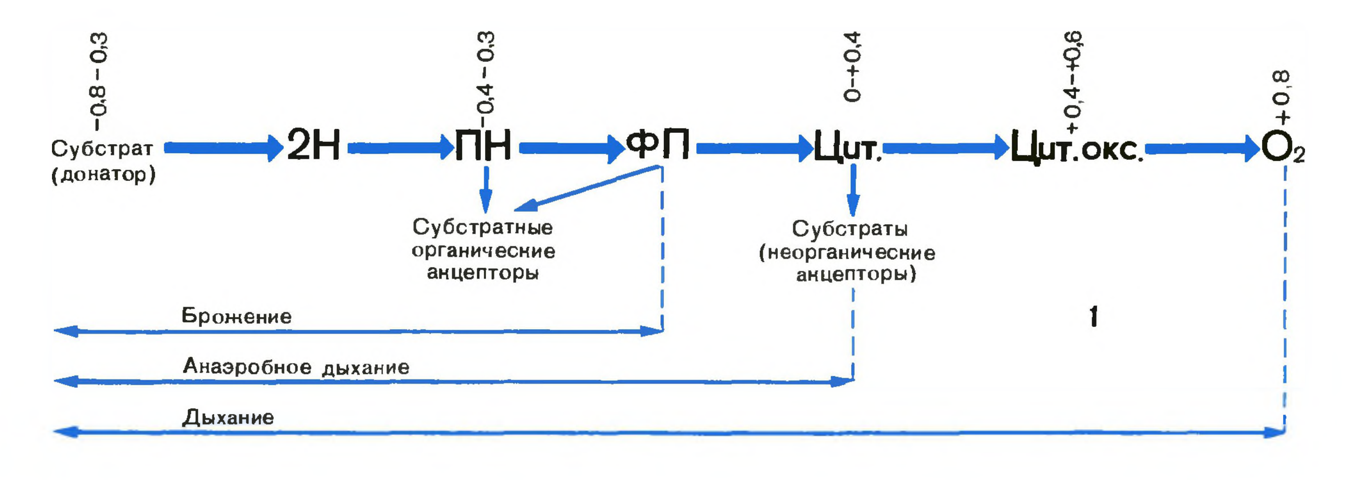


Таблица 35. **Спорообразующие анаэробные бактерии:**

1, 2, 3, — Clostridium saprogenes. выросты в виде султана, разветвляющегося на конце. Видны стадии формирования споры и выростов, заканчивающиеся лизисом клетки и освобождением споры (*1, 2* — увел. х 10 800; *3* — увел. х 15 000); *4* — Cl. taeniosporum, срез споры с лентовидными выростами; видна подушечка, прикрепляющая выросты к споре: *п* — подушечка, *в* — выросты, *с* — сердцевина споры, *о* — оболочка, *к* — кортекс.



rH
rH=20
rH=7,4
rH=14
rH=12,5
rH=9,2
rH=8
Аэробиоз
Микроаэрофилы
Строгий анаэробиоз
0 12 24 36 48 Время в часах
2

КЛАСС ПОРЯДОК СЕМЕЙСТВО РОД
Sporulales
Sporovibrionales
Clostridiales
Plectridiales
Sporovibrionaceae
Endosporaceae
Clostridiaceae
Terminosporaceae
Plectridiaceae
Sporovibrio
Endosporus
Paraplectrum
Inflabilis
Welchia
Clostridium
Terminosporus
Caduceus
Plectridium
Acuformis
3

Таблица 36. **Спорообразующие анаэробные бактерии.**

Схема 1. Транспорт электронов при дыхании в различных типах анаэробного получения энергии (брожение и анаэробное дыхание).

Схема 2. Изменение окислительно-восстановительного потенциала в питательной среде (МПА, желатин) при доступе воздуха.

Схема 3. Разделение спорообразующих анаэробных бактерий на порядки, семейства и роды (по А. Р. Прево и др.).

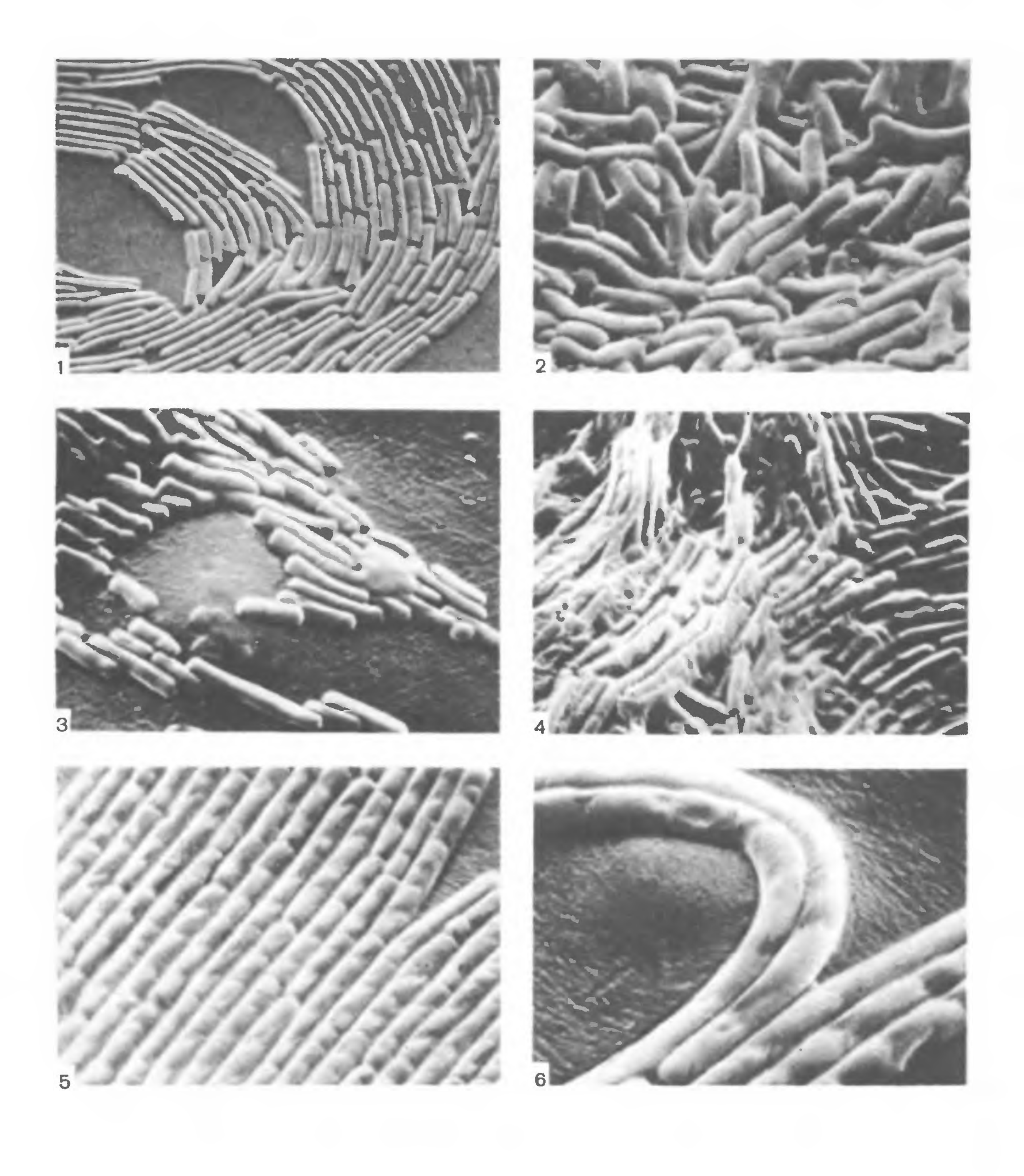


Таблица 37. **Расположение клеток в колониях спорообразующих бактерий на поверхности плотных сред:**

1 — край колонии Bacillus cereus; *2* — центральная часть колонии Bac. cereus; *3* — край колонии Bac. mesentericus; *4* — центральная часть колонии Bac. mesentericus; *5, 6* — тяжи из клеток, образуемые Bac. mycoides. Фотографии сделаны Э. Г. Африкяном в сканирующем электронном микроскопе.



Таблица 38. **Нитевидные формы анаэробных бактерий, растущих на почвенных частицах (фото В. И. Дуды).**

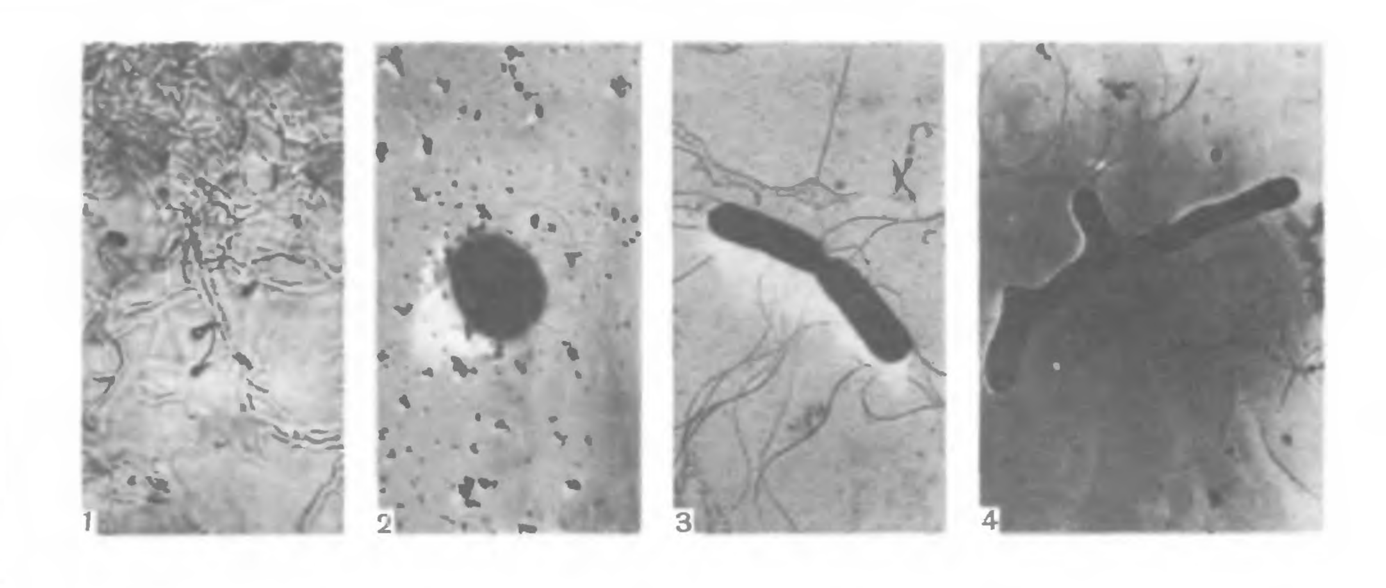


Таблица 39. **Спорангии и споры у актиномицетов.**

Вверху: *1* — строение мицелия со спорангиями у представителя рода Actinoplanes; *2* — отдельная спора со жгутиками у Actinoplanes; *3* — подвижная клетка со жгутиками у Dermatophilus; *4* — фрагмент мицелия со жгутиками у Proactinoplanes.

Внизу слева — спорангии и споры у Ampullariella. Внизу справа — спорангии и споры у Pilimelia.

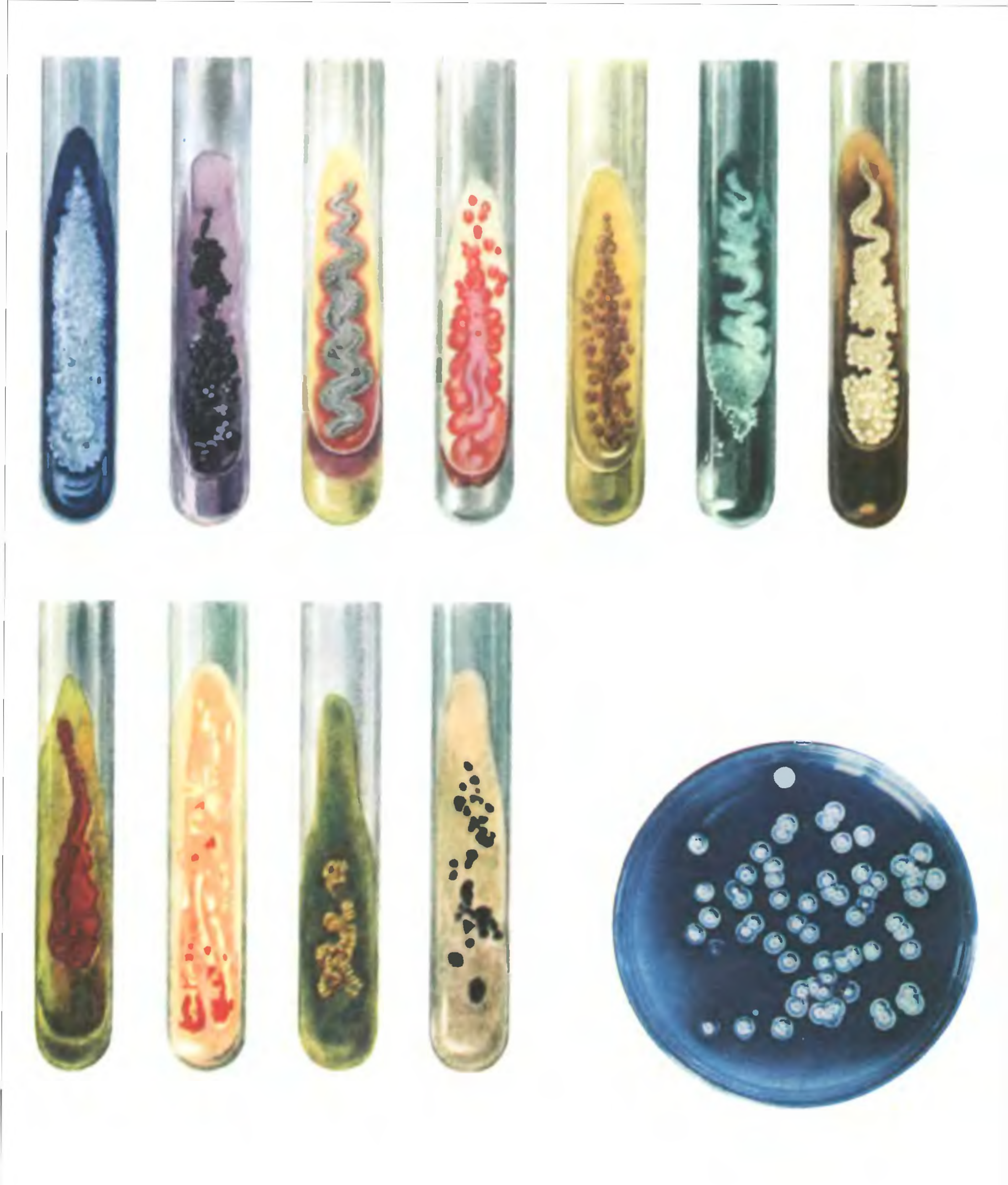


Таблица 40. **Пигментация у различных видов актиномицетов в пробирках и чашке Петри.**



Таблица 41. **Действие антибиотика актиномицетного происхождения на непарного шелкопряда:**

1 — лиственница, не пораженная шелкопрядом; *2, 3* — лиственницы, пораженные шелкопрядом; *4* — дубовые ветки, обработанные антибиотиком и зараженные шелкопрядом; *5* — дубовые ветки (контроль); *6* — бабочка шелкопряда.

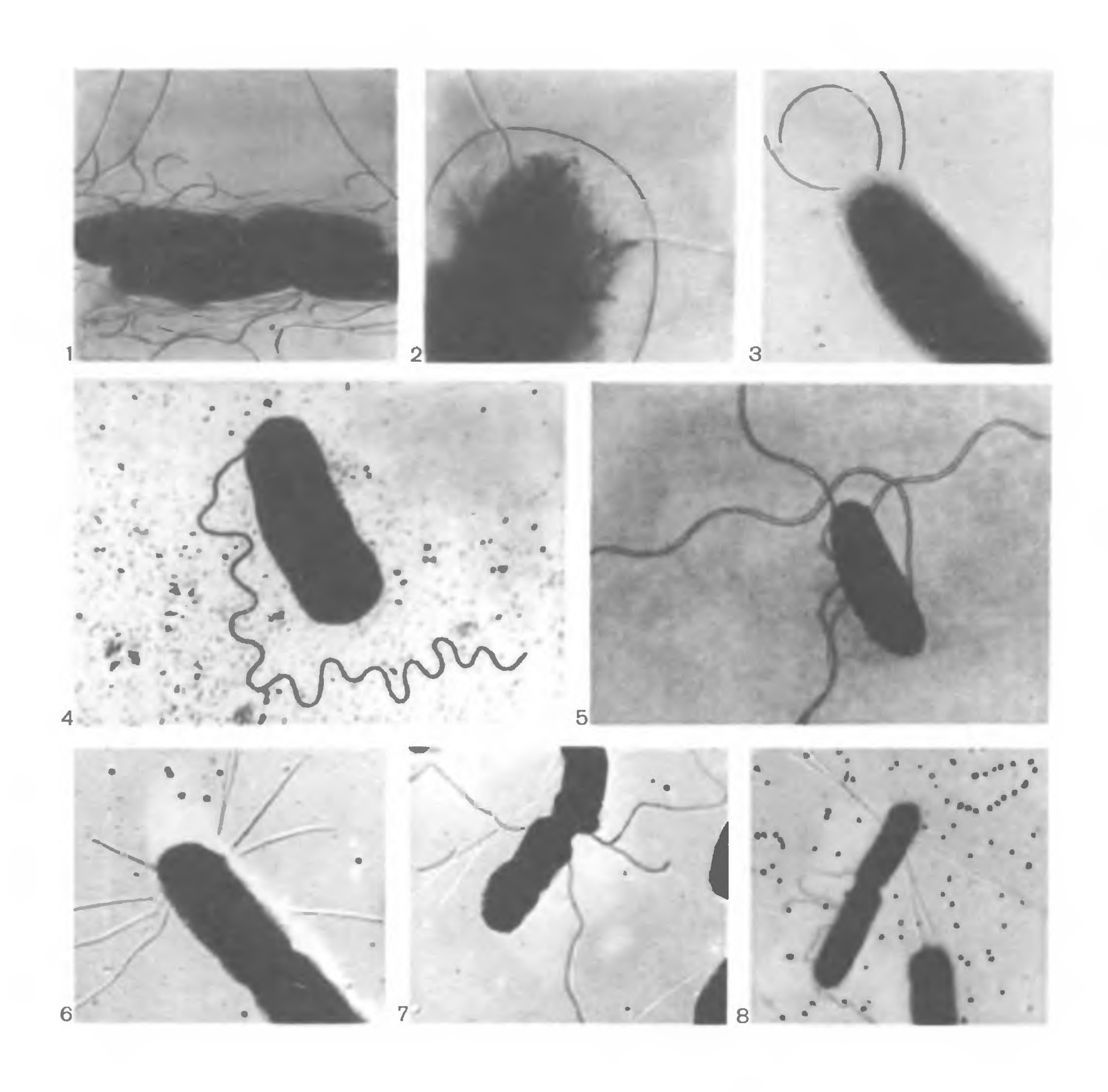


Таблица 42. **Жгутики (*1—5*) и жгутикоподобные образования (*6—8*) у клеток клубеньковых бактерий:**

1, 3, 6—8 — из клубеньков клевера (увел. х 15 000—25 000); *2* — люцерны (увел. х 40 000); *4* — фасоли (увел. около 25 000, по Дж. Зильгеру); *5* — гороха (увел. около 25 000, по Дж. Лею, А. Расселу).

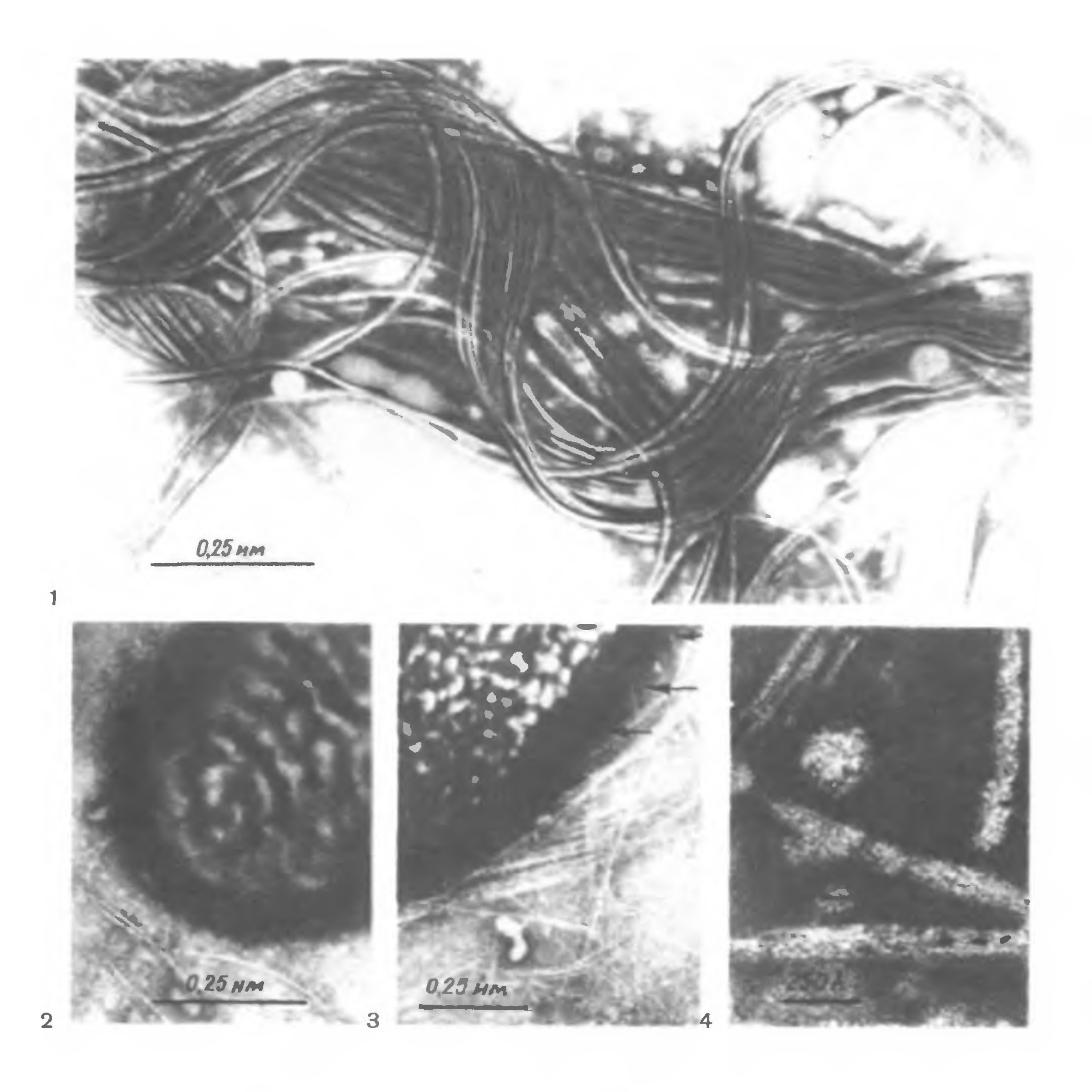


Таблица 43. **Жгутики** *(1)* **и нитевидные выросты — фимбрии** *(2—4)* **у клеток клубеньковых бактерий люпина.** Стрелками показаны места выхода фимбрий из клетки (по Майеру).



Таблица 44. **Палочковидные бактерии** ***(пб)*** **и бактероиды из клубеньков чины, вики, акации** (увел. х 6000—10 000).



Таблица 45. **Бактериоз пшеницы:**

1, 2 — базальный; *3* — желтый слизистый.



Таблица 46. **Бактериоз овса и суданской травы:**

1 — бурый (красный) бактериоз овса; *2* — бактериоз суданской травы.



Таблица 47. **Болезни хлопчатника, табака и свеклы:**

1 — гоммоз хлопчатника; *2* — бактериальная рябуха табака; *3* — серебристая болезнь свеклы (справа — пятна при увеличении).



Таблица 48. **Бурый бактериоз фасоли** *(1—3)* **и кольцевая гниль клубней картофеля:**

1 — больные стручки; *2* — больные листья; *3* — больные семена;
4 — разрез клубня, пораженного кольцевой гнилью.

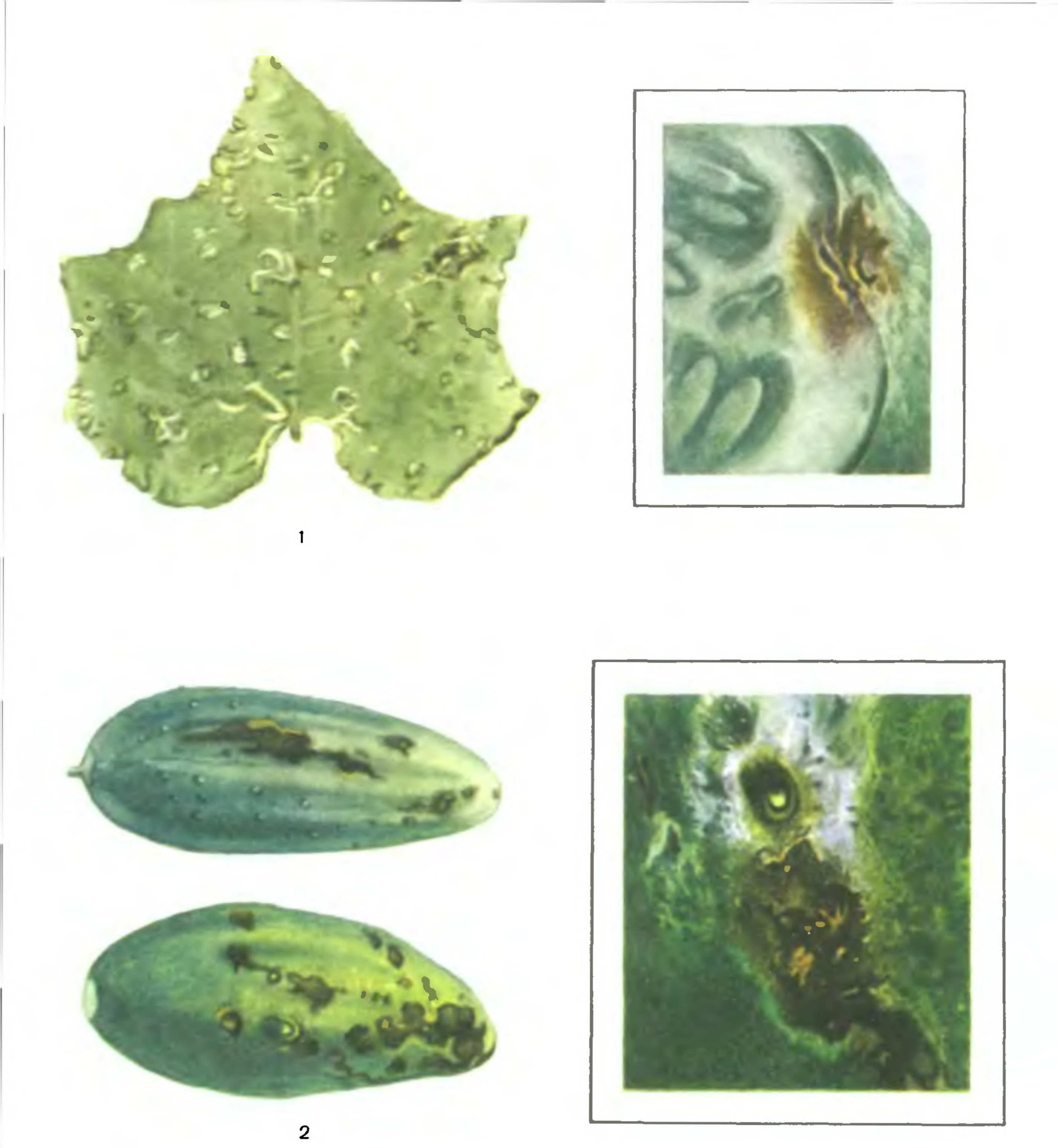


Таблица 49. **Бактериоз огурцов:**

1 — больной лист (справа — пятна при большом увеличении); *2* — больные плоды (справа — язвочка при большом увеличении).



Таблица 50. **Сосудистый бактериоз капусты:**

1 — больной лист; *2* — поперечный разрез сосудов листа; *3* — продольный разрез сосудов листа.

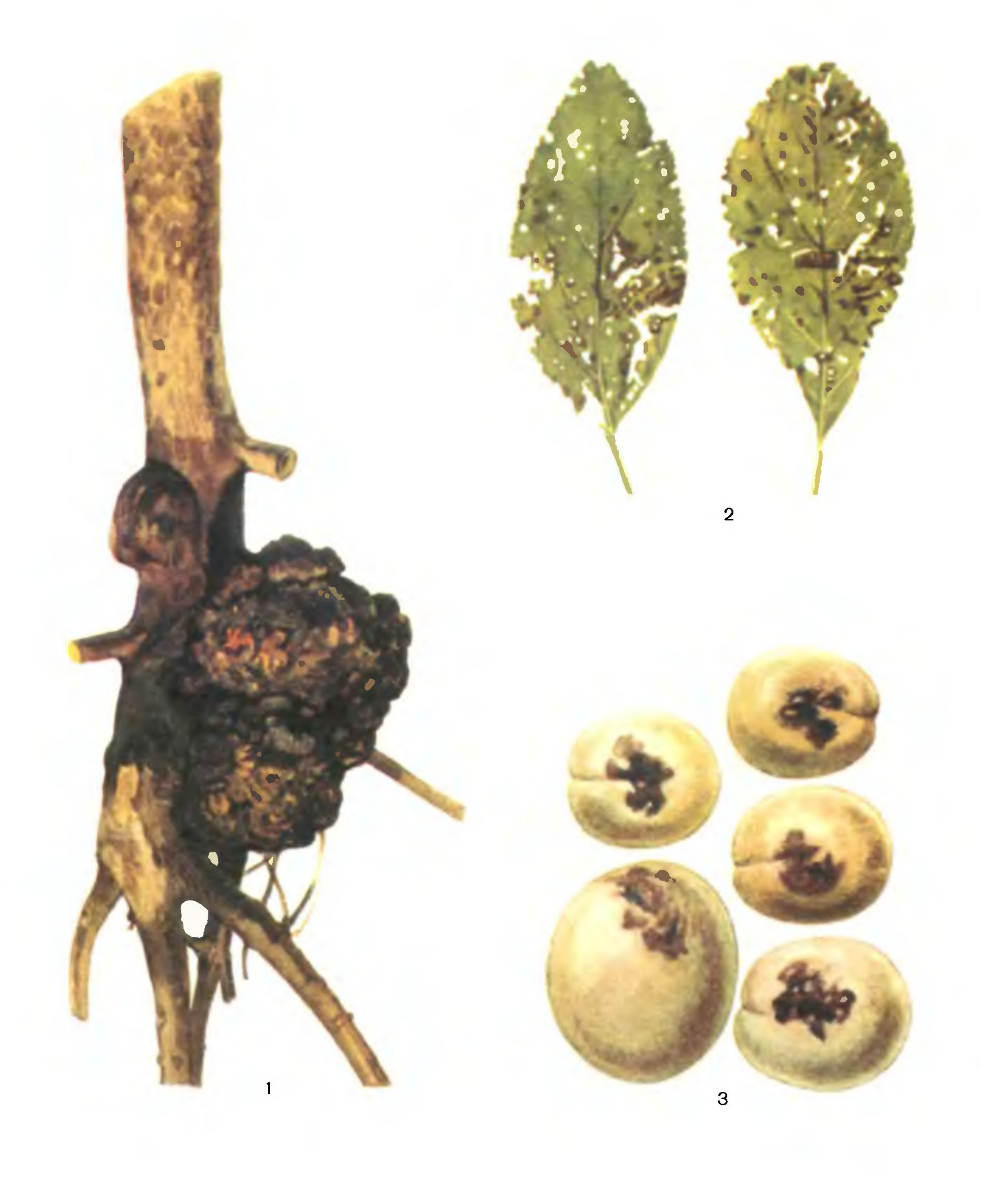


Таблица 51. **Бактериоз косточковых пород:**

1 — корневой рак (опухоль на корнях сливы); *2* — бактериальная пятнистость листьев косточковых пород (дырчатость листьев сливы); *3* — больные плоды сливы с пятнами.



Таблица 52. **Рак цитрусовых:**

1 — пораженная кожура апельсина; *2* — пораженная ветка апельсина; *3* — больной стебель апельсина; *4, 5* — больные листья апельсина; *6* — пораженные бактериальным ожогом плоды мандарина.



Т а б л и ц а *53.* **Пятнистый некроз виноградной лозы (пораженные ветки винограда).**



Таблица 54. **Желтая болезнь гиацинта:**

1 — здоровый гиацинт; *2* — луковица больного гиацинта; *3* — продольный и *4* — поперечный разрезы луковицы; *5* — пораженное растение.



Таблица 55. **Бактериальное увядание (вилт) гвоздики.**



Таблица 56. **Ожог плодовых деревьев:**

1 — больное дерево груши; *2* — разрез больного побега, на коре — выделение эксудата.



Таблица 57. **Бактериальное увядание (вилт) кукурузы:**

1, 2 — соцветия; *3, 5* — листья; ***4*** — початок.

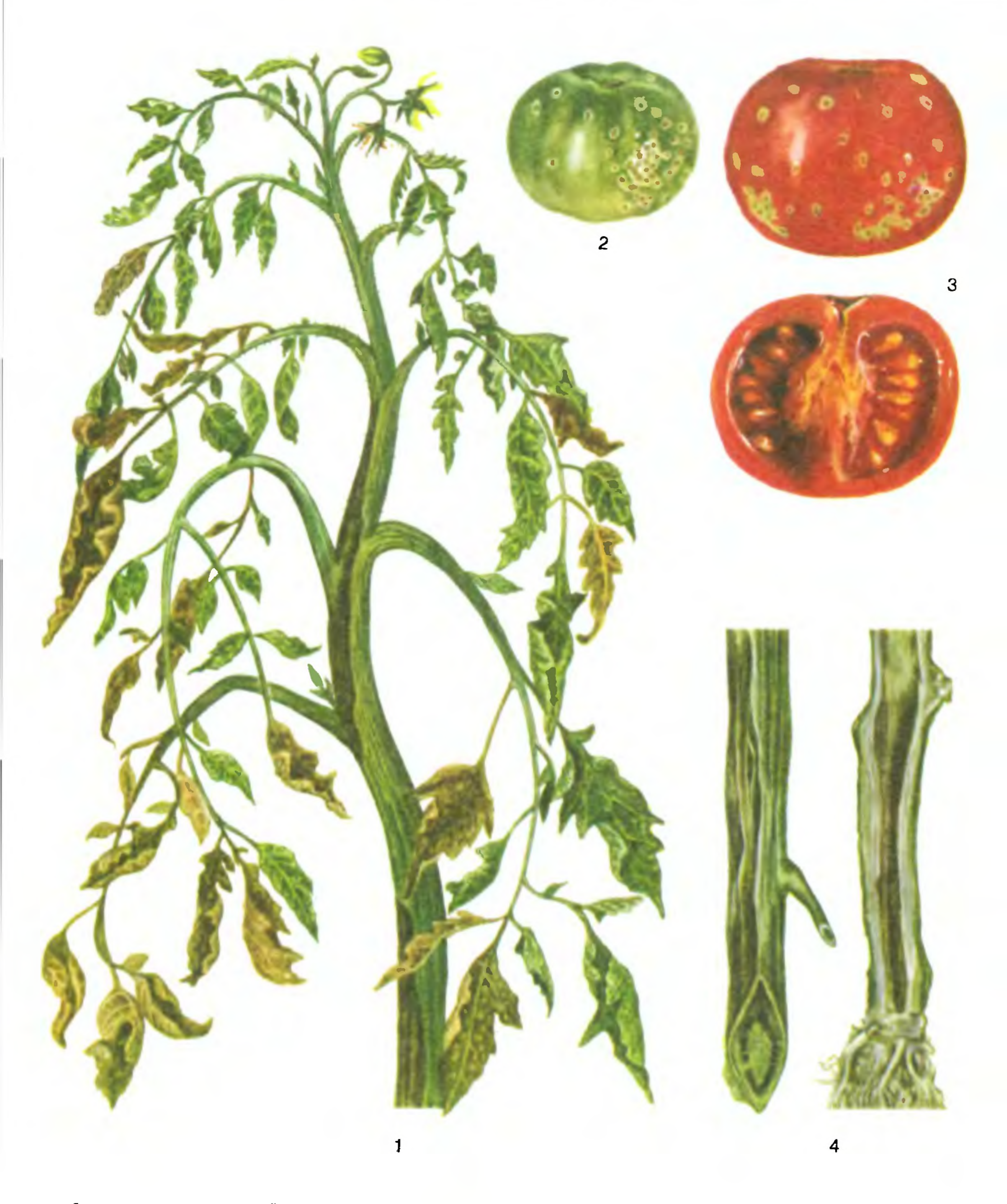


Таблица 58. **Бактериальный рак томатов:**

1 — больной куст; *2* — зеленый больной плод, пятна «птичий глаз»; *3* — больной спелый плод и его поперечный разрез; *4* — поперечный (слева) и продольный (справа) разрезы больного стебля (побурение сосудов).

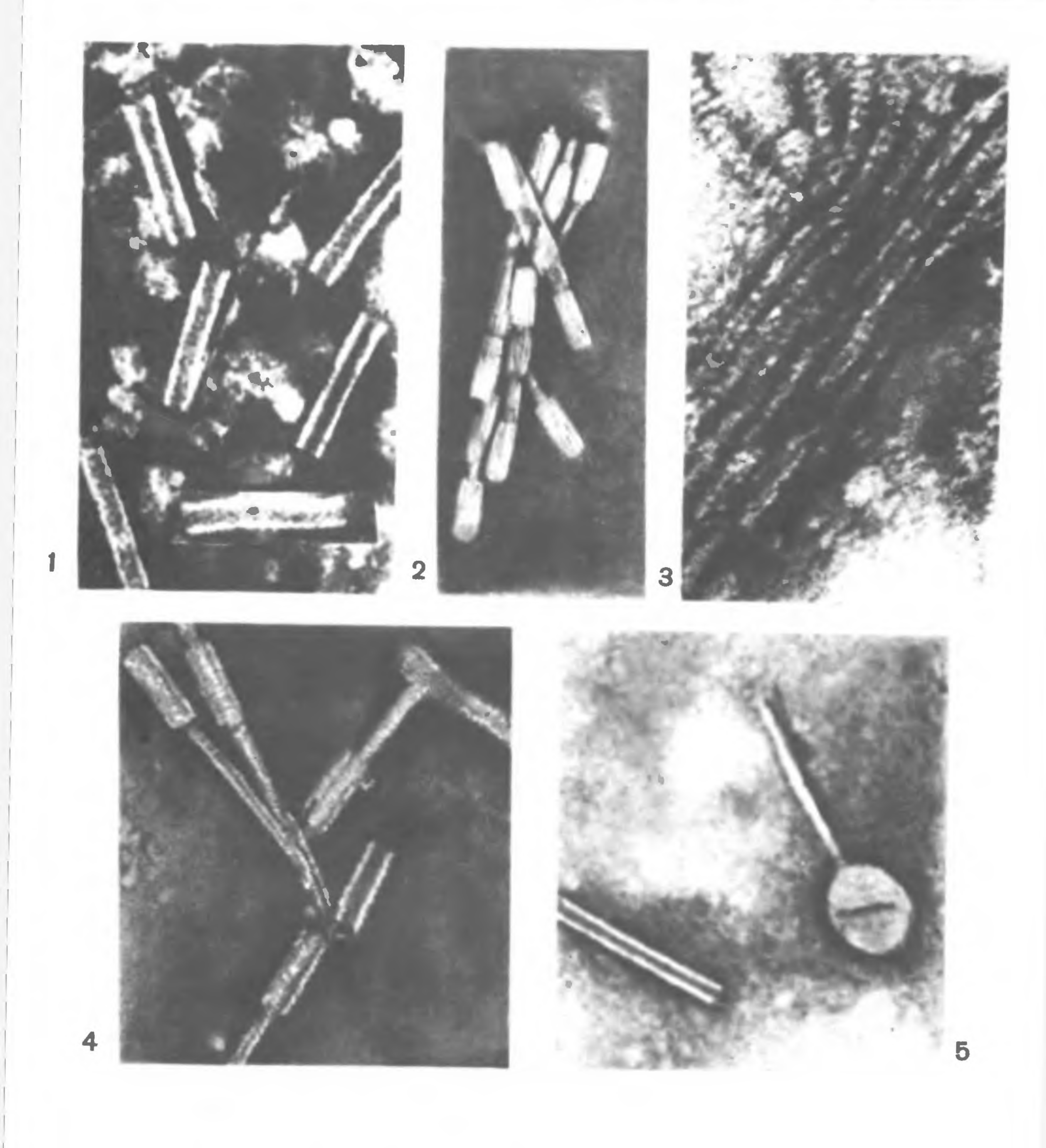


Таблица 59. **Дефектные фаговые частицы:**

1 — Actinomyces streptomycini — продуцента антибиотика стрептомицина; *2* — клубеньковых бактерий люцерны; *3* — энтомопатогенных бацилл; *4* — кишечной палочки; *5* — полилизогенная культура актиномицета, содержащая нормальные и дефектные фаговые частицы. Увел.: *1* — х 400 000; *2* — х 160 000; *3* — х 520 000; *4* — х 100 000; *5* — х 300 000.

